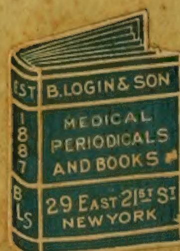

EST 1887
B.L.S
B. LOGIN & SON
MEDICAL PERIODICALS AND BOOKS
29 EAST 21ST ST
NEW YORK

ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG:

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

VIII. BAND (XXIV., XXV., XXVI., XXVII. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.



REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL, UND **R. BONNET,**
Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

VIII. BAND (XXIV., XXV., XXVI., XXVII. HEFT).

MIT 65 TAFELN UND 64 ABBILDUNGEN IM TEXT.



WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1897.



Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz, Würzburg.

Inhalt.

DIE PAARIGEN
EXTREMITÄTEN DER WIRBELTIERE.

III.

DIE ENTWICKELUNG

DER

PAARIGEN FLOSSEN DES STÖRS

VON

S. MOLLIER
IN MÜNCHEN.

Mit 17 Abbildungen im Text und 56 Abbildungen auf Tafel I—X.

In letzter Zeit gewinnt die Ansicht an Boden, dass den Dipnoern in der Ahnenreihe von den Fischen zu den Amphibien nicht der wichtige Platz zukomme, den man ihnen nach der Entdeckung des Ceratodus allgemein zugewiesen hatte, sondern, dass die Stegocephalen in gerader Linie von den Crossopterygiern abzuleiten sind. Schon früher haben Boas (80), Pollard (92) und Rabl (92) diese Ansicht geäussert und neuerdings sind es vor Allem Baur (96) und Dollo (96), die auf Grund ihrer vergleichenden anatomischen Studien diese Auffassung energisch vertreten. Für das Verständnis der Extremitätenphylogenese wäre daher die Kenntnis der Flossenentwickelung von Polypterus oder Calamoichthys von grösster Bedeutung. Leider fehlt hiezu jedoch ein ausreichendes embryologisches Material. Die Accipenseriden, welche ebenfalls in gerader Linie, wenn auch als Seitenzweig von den Proganoiden abstammen, haben in ihren recenten Formen neben grossen sekundären Modifikationen, in vieler Beziehung auch sehr primitive Verhältnisse bewahrt und daher schien es mir ebenso wünschenswert, die Flossenentwickelung bei einem Vertreter dieser Ordnung kennen zu lernen. Aber auch hier ist das empryologische Material ein sehr seltenes und in der Litteratur findet sich wenig über diesen Gegenstand. Um so mehr bin ich daher Herrn Geheimrat Dr. v. Kupffer zu tiefstem Dank verpflichtet, dass er diese Untersuchung dadurch ermöglichte, dass er mir eine Reihe fertiger Serien und eine grosse Zahl Embryonen von Accipenser sturio zur freien Verfügung stellte.

Die Embryonen waren grösstenteils in Sublimat-Chromsäure fixiert, und mit wenigen Ausnahmen vorzüglich konserviert. Ich färbte dieselben mit Karmin oder Hämatoxylin durch und zerlegte sie nach Bedarf in verschiedener Richtung in Serienschnitte von 10 und 15″. Ich will nun gleich die Resultate meiner Untersuchung darstellen und erst im Anschluss daran eine Besprechung der vorhandenen litterarischen Angaben früherer Autoren vornehmen. Ich beginne mit der Entwickelung der

Brustflosse

und schildere zunächst die Verhältnisse bei einem 85 h alten Embryo an der Hand einer Querschnittsserie durch denselben. Die erste Figur auf Tafel I ist aber das Oberflächenbild eines 4 h älteren Embryos, wie es vom Rücken her bei auffallendem Licht und zwanzigfacher Vergrösserung zu sehen ist. In einigem Abstand von der Kiemenregion breitet sich von der seitlichen Rumpfwand abgehend, die Vorniere (vn) flach auf dem grossen Dotter aus. Kranial davon sehen wir je vier helle Fortsätze (uf_{1-4}) gleichfalls von der Rumpfwand ihren Ausgang nehmen und konzentrisch zusammenlaufen, während kaudal des Pronephros zunächst ein Fortsatz (uf_5) in leichtem Bogen kranialwärts sich wendet und die vier folgenden gegen einen helleren Hof auf der Dotteroberfläche der ersten Brustflossenanlage (bf) zu verfolgen sind. Wie voraus zu sehen, handelt es sich um jene ventralen Fortsätze der Myotome, wie sie von Selachiern, Teleostiern und Reptilien bekannt sind. Eine Querschnittserie überzeugt davon. Der Schnitt welcher der Figur 2 zu Grunde liegt, trifft das erste Myotom (u_1), der Schnitt der Figur 3 das folgende (u_2). Die Urwirbel setzen sich aus einer breiten Innen- und schmalen Aussenschichte zusammen. Wie sich die beiden Lamellen zur Muskel- resp. Bindegewebsbildung verhalten, habe ich nicht näher untersucht. Die Form eines Urwirbels auf dem Querschnitt ist aus der Figur 3 ersichtlich. Von der Seite oder auf

dem Längsschnitt betrachtet, ist jeder winkelig kaudalwärts geknickt und in späteren Stadien finden wir das dorsale und ventrale Ende kranial nochmals abgebogen, so dass das Myotom folgende Gestalt ≳ bekommt; dieselbe, die Harrison (95) für Teleostier abbildet. Als direkte ventro-laterale Verlängerung der beiden Myotome sind die Fortsätze derselben (uf_1 und uf_2) auf den genannten Figuren sichtbar. Sie schieben sich dicht unter dem Ektoblast (ec) eine Strecke weit über den Dotter und bestehen deutlich aus zwei gleichartig geformten Lagen kubischer Zellen. So viel ich sehen konnte, gehen diese beiden Schichten in die gleichgelegenen des Myotoms über und konnte ich die Bildung eines Fortsatzes allein aus der Cutisplatte wie beim Lachs (Harrison) nicht auffinden.

Der nächste abgebildete Schnitt, Figur 4, trifft das kaudale Ende des zweiten Myotoms (u_2) und in einiger Entfernung davon auf dem Dotter die kranialen Enden der beiden nächsten Fortsätze, welche also dem dritten und vierten Myotom angehören (uf_3 und uf_4). Auf den folgenden Schnitten nähern sich dieselben den zugehörigen Urwirbeln und auf Figur 5 ist die Verbindung des dritten Fortsatzes (uf_3) mit dem Myotom (u_3) hergestellt, desgleichen erfolgt auf den folgenden Schnitten die Verbindung des vierten. Drei Schnitte darauf erscheint das kraniale Ende des fünften Fortsatzes (uf_5) Figur 6, das sich durch etwas grössere Dimensionen auszeichnet und der äusseren Rundung der Vorniere (vn) dicht anliegt.

Bei weiterer Durchsicht der Serie finden wir diesen Fortsatz immer höher dorsal ausgeschnitten. Er nimmt seine Lage zwischen Ektoderm und Vorniere und wird von letzterer zu einem schmalen Strang zusammengepresst, der seine Zusammensetzung aus zwei Lamellen nicht mehr erkennen lässt, auch nicht bei seinem Abgang aus dem fünften Urwirbel (u_5), Figur 7. Die Zahl der Schnitte auf denen die einzelnen Fortsätze zu sehen sind, betragen für:

den 1ten = 1
„ 2ten = 2
„ 3ten = 8
„ 4ten = 18
„ 5ten = 10.

Es ergiebt sich hieraus bei Rekonstruktion auf Millimeterpapier für die vier ersten Fortsätze der Verlauf, wie ihn die Oberflächenfigur 1 erkennen lässt. Der weniger stark nach vorn verlaufende fünfte Fortsatz war bei dem mikrotomierten Embryo in toto nicht zu sehen und war daran seine Lage an der Vorniere schuld, die eine Abgrenzung beider Gebilde verhinderte. Schön war derselbe bei dem abgebildeten, etwa 4 h älteren Embryo zu erkennen und da die übrigen Fortsätze sich genau wie bei dem jüngeren Embryo verhielten, so habe ich diesen zur Zeichnung eines Oberflächenbildes verwendet. Bei Betrachtung der Abbildung brauche ich nur hinzuzufügen, dass der fünfte Fortsatz an seinem Ende in Wirklichkeit etwas weiter kranial verläuft, als die Figur das zum Ausdruck bringt. Die Vorniere liess bei diesem Embryo im Bereich des 5., 6. und 7. Myotoms Peritonealtrichter erkennen.

Nehmen wir nun nochmals die Fig. 7 vor und betrachten wir den lateral der Vorniere gelegenen Abschnitt der Embryonalanlage, so ist hier eine Erhöhung des Ektoderms (ecv) sichtbar geworden, unter welcher eine Zellanhäufung (mw) sich findet, welche in inniger Verbindung mit der Somatopleura (sp) steht. Diese Stelle ist also der Beginn der Flossenanlage (heller Hof des Oberflächenbildes). Das gleiche Bild wiederholt sich sechs Schnitte hindurch und ist auch noch auf dem darauf folgenden der Fig. 8 sichtbar. Hier sehen wir gleichzeitig den lateral verlaufenden Fortsatz des sechsten Urwirbels (uf_6) in voller Länge getroffen. Als schmaler Zellstrang von dem Urwirbel abgehend, tritt er durch den engen Spalt zwischen Ektoblast und Vorniere und dehnt sich dann in dem freien Raume lateral

aus, so dass seine Zusammensetzung aus zwei Zellagen namentlich an seinem Ende deutlich wird. Hier ist im Innern desselben sogar eine spaltförmige Lichtung sichtbar. Dieses breitere Ende des Fortsatzes liegt im Bereiche der früher erwähnten Zellanhäufung und wird durch eine Gewebslage derselben von dem Ektoblast getrennt, während es sich nach innen zu der Somatopleura dicht anlegt. Auf den nächsten Schnitten verschwindet der Fortsatz, während der Mesodermwulst und die Ektodermverdickung noch vier Schnitte sichtbar bleiben, und das periphere Ende des siebenten Urwirbelfortsatzes (uf_7) hier eben noch das kaudale Ende der Flossenanlage (mw) erreicht Fig. 9. Die kraniale Wachstumsrichtung dieses Fortsatzes, wie sie an der Oberflächenfigur zu sehen ist, ergiebt sich auch aus der Beobachtung, dass die Verbindung dieses Fortsatzes (uf_7) mit seinem Urwirbel (u_7) erst sechs Schnitte weiter kaudal erfolgt, Fig. 10.

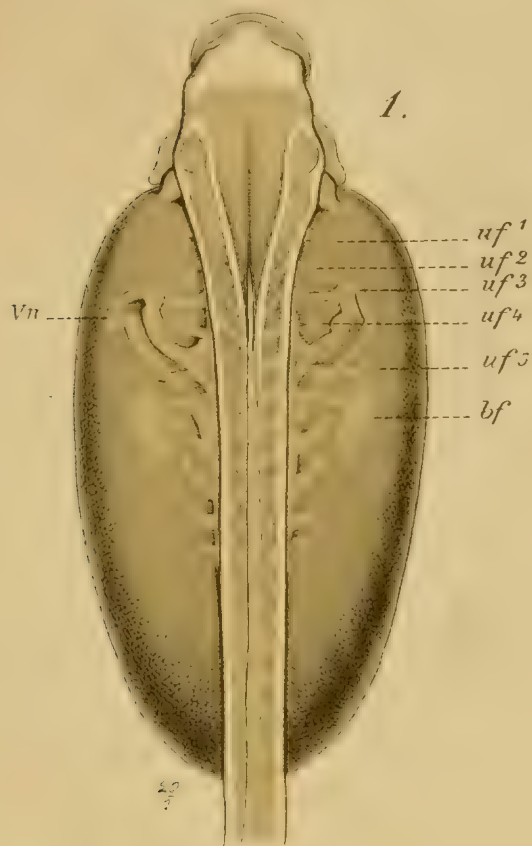
Nach dem Gesagten besitzt die Flossenanlage eine Ausdehnung in kraniokaudaler Richtung von zwei Urwirbelbreiten. Sehen wir die Serie weiter durch, so erscheinen mit abnehmender Länge noch drei Urwirbelfortsätze, und von diesen der erste zunächst wieder mit seinem peripheren Ende, dann erst seine Verbindung mit dem Myotom, Fig. 11. Die beiden letzten erscheinen ihrer Kürze wegen auf einem einzigen Schnitt und ist der zehnte in Fig. 12 dargestellt. Ich habe diese Reihe von Querschnittszeichnungen deshalb gebracht, um einen Vergleich derselben mit den beiden Oberflächenbildern zu ermöglichen, und damit die Richtigkeit dieser Formen ausser Zweifel zu setzen. — Wie schon in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt, ist das Verhalten der vordersten Spinalnerven in diesem Stadium folgendes: Für das erste Myotom ist kein Nerv aufzufinden; für das zweite ist eine ventrale Wurzel und für die folgenden ächte Spinalnerven mit einem Ganglion vorhanden. Jedoch ist das erste derselben nur aus wenigen Zellen gebildet und auch das

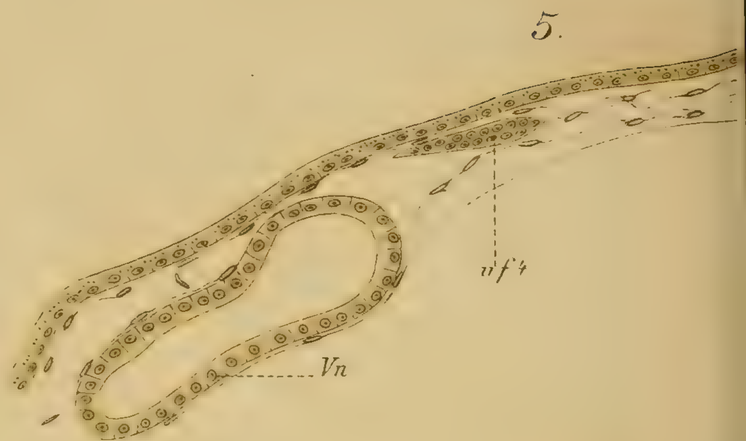
folgende besitzt nicht die Grösse und kompakte Form des nächsten, welches wie wir später sehen werden, das erste bleibende Spinal-Ganglion darstellt[1]).

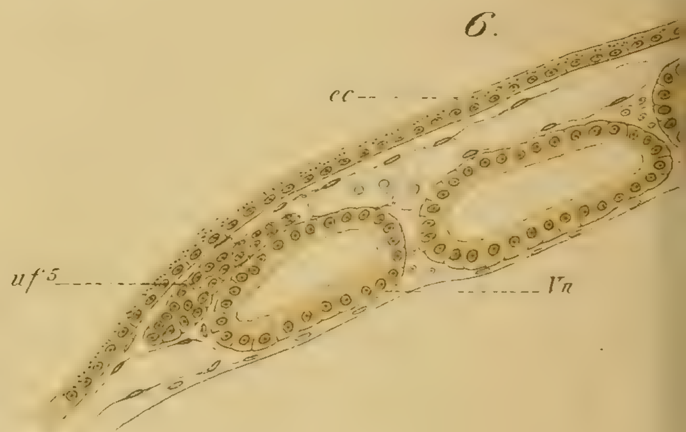
Ein jüngerer Embryo von 70 h, den ich untersuchte, war nicht so gut konserviert wie alle übrigen, aber eine Schnittserie liess doch folgendes sicher feststellen: Die Urwirbelfortsätze waren mit abnehmender Länge an dem ersten bis sechsten Myotom sichtbar und im ganzen etwas kürzer als bei dem früheren Stadium. Die Bildung derselben erfolgt also wie bei Teleostiern und Reptilien in kranio-kaudaler Richtung. Von einer Ektodermverdickung im Bereich des fünften und sechsten Urwirbels war nichts zu sehen, wohl aber war eine Proliferationszone der Somatopleura über die genannten zwei Urwirbelbreiten ausgebildet. Auch beim Stör ist also die allmähliche Bildung einer mesodermalen Zellleiste an der seitlichen Rumpfwand der erste Schritt zur Flossenbildung.

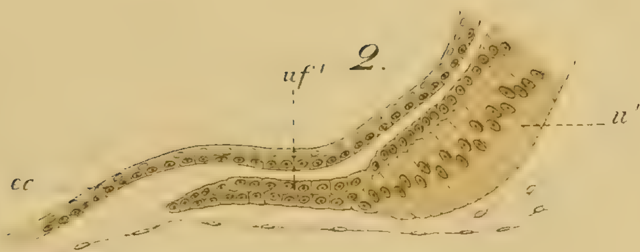
Bevor wir nun die Flossenentwickelung weiter verfolgen, müssen wir uns entscheiden, wie wir diese Fortsätze der Urwirbel nennen wollen, denn ihre Entwickelung wird uns zunächst beschäftigen. Van Bemmelen (89), der sie bei Lacerta zuerst beschrieb, nannte sie „Knospen", weil er von einer bestimmten Zahl derselben die Extremitätenmuskulatur herleitete und dieselben mit den Muskelknospen der Selachier verglich. Harrison (94) und Corning (94) sahen dieselben bei Teleostiern und gaben ihnen den gleichen Namen, obwohl hier die Fortsätze, wie Harrison nachwies, in keine Beziehung zur Bildung der Flossenmuskulatur

[1]) Durch die schönen Untersuchungen Sewertzoffs (95) aufmerksam gemacht, konnte ich auch beim Stör kranial von dem geschilderten ersten Myotom noch zwei weitere metaotische auffinden, denen gleichfalls ein Nerv in diesem Stadium fehlt. Sie gehen wie beim Sterlet bald zu Grunde. Darnach wäre das erste bleibende Ganglion serial das siebente; es könnte aber vielleicht noch ein weiteres kranialstes Myotom in jüngeren Stadien vorhanden sein, wenigstens weisen die Befunde beim Sterlet darauf hin. — Die seriale Bezeichnung der Myotome auf den Abbildungen und im Texte nimmt auf diesen Befund aber keine Rücksicht













C. Krapf gez. u. lith.









Verlag v. J.F. Bergmann Wiesbaden.

treten. Ich selbst (95) suchte nachzuweisen, dass bei Reptilien von den vorhandenen dreizehn Fortsätzen bloss die fünf letzten die Extremitätenmuskulatur bilden, indem sie an ihren ventralen, in der Extremitätenbasis gelegenen Enden je eine kleine laterale Knospe treiben, welche sich bald darauf auflöst, während die Fortsätze sich erhalten und weiterhin ventrale Rumpfmuskulatur liefern, wie auch alle übrigen kranial der Extremität gelegenen. Durch diese Beobachtung sah ich mich veranlasst, den von van Bemmelen aufgestellten Vergleich dieser Fortsätze mit Selachiermuskelknospen aufzugeben und auch den bisherigen Namen fallen zu lassen. Ich wählte die neue Bezeichnung „Urwirbelspross“ und behielt das Wort „Knospe“ nur für jenen kleinen ventrolateralen erweiterten Abschnitt jedes Myotomsprosses bei, der durch seine Auflösung die Extremitätenmuskulatur erzeugt und daher in gewissem Sinne wohl mit den Muskelknospen der Selachier verglichen werden darf. Der Unterschied bei beiden beruht darin, dass bei Selachiern von der breiten ventralen Basis der Myotome aus die Bildung der zwei Muskelknospen erfolgt, während bei Reptilien die Urwirbel erst zu den schmalen Sprossen ventral auswachsen, um die Extremitätenbasis zu erreichen und hier eine Knospe bilden.

Corning (95) behielt leider in einer neuen Publikation für diese Urwirbelfortsätze die frühere Bezeichnung „Knospe“ bei. Ein anderer Name wäre besser gewesen, umsomehr weil Corning die von mir gefundene Abstammung der Extremitätenmuskulatur der Reptilien als Knospen der fünf letzten Myotomsprossen leugnet und nur ventrale Rumpfmuskulatur aus allen „Knospen“ hervorgehen lässt. Harrison erkannte das unzutreffende dieser Bezeichnung und sagt in seiner neuesten Arbeit (96): „Jeder von uns (Corning und der Autor) hat die Fortsätze Muskelknospen genannt, eine Bezeichnung, die mir jetzt nicht ganz zutreffend scheint, wenn man unter Knospen solche Gebilde versteht, die bei Selachiern durchweg

oder beim Lachs in den anderen Flossen (mit Ausnahme der Brustflossen) vorkommen. Die Fortsätze sind eher mit den ventralen Urwirbelfortsätzen (Maurer [91]) zu vergleichen, aus denen die ventrale Rumpfmuskulatur hervorgeht." Harrison hat vollkommen recht, und ich schlage deshalb vor, von den drei verschiedenen Namen, welche in der Litteratur für diese Fortsätze gebraucht werden, wie Urwirbelfortsatz — Urwirbelspross — Knospe, den ersten als den indifferentesten zu wählen. Ob wir dann von diesen Urwirbelfortsätzen die Extremitätenmuskulatur in Form von Knospen ableiten oder nicht, ist Ansichtssache der einzelnen Autoren und für den gewählten Namen gleichgültig.

Der nächst untersuchte Embryo, Fig. 13, war 95 h alt und zeigte keine wesentlichen Fortschritte der Entwickelung. Nur die Flossenanlage hatte sich kaudal um ein Geringes verlängert und das Ende des siebenten Myotomfortsatzes liegt jetzt gleichfalls in dem Gewebe der Flossenleiste. Es erscheint also zweimal das Bild der Fig. 8 und hierauf erst das der Fig. 9. Der an das kaudale Ende der Flossenanlage herantretende Urwirbelfortsatz ist serial der achte. Die beiden folgenden sind gleichfalls etwas länger geworden und es prägt sich jetzt deutlich in ihrer kranialen Wachstumsrichtung das Bestreben aus, die Flossenbasis zu erreichen. Wichtige Veränderungen finden sich aber bei einem Embryo von 107 h. Wie das Oberflächenbild desselben, Fig. 14, schon zeigt, haben sich die peripheren Enden des zweiten bis fünften Urwirbelfortsatzes (uf_{2-5}) von den zugehörigen Myotomen gelöst und sind als einzelne Erhabenheiten kranial der Flossenanlage (bf) sichtbar. Ein Vergleich dieser Figur mit der vorhergehenden giebt zugleich Aufschluss, wie weit die Fortsätze in ihrem ventrokranialen Wachstum die Dotteroberfläche überschritten haben und zeigt, wie der fünfte Fortsatz mit seinem Ende dem davor gelegenen vierten zustrebt und sich ihm schon sehr genähert hat. Der im letzten Stadium, Fig. 13, vorhandene kurze Fortsatz des ersten Urwirbels, bildet

sich nicht weiter aus und ist an diesem Embryo nicht mehr zu sehen. Die Fortsätze wären also jetzt als erster, zweiter etc. zu bezeichnen. Ich werde ihnen aber auch weiterhin ihre ursprüngliche seriale Zahl als Benennung lassen, um in Bezug der Urwirbel und ihrer Fortsätze nicht immer doppelte Zahlen angeben zu müssen.

Die Schnitte durch diesen Embryo bestätigen das gegebene Bild und jenen Querschnitt, der das Ende des fünften Fortsatzes trifft, habe ich in Figur 15 abgebildet. Dicht hinter diesem beginnt die Flossenanlage und einige Schnitte weiter kaudal wird der sechste Fortsatz Figur 16 (uf_6) sichtbar, dessen etwas verdicktes Ende in der Flossenbasis liegt. Auch dieses zeigt keinen Zusammenhang mehr mit dem sechsten Myotom und unterscheidet sich dadurch von den kaudal folgenden. Der achte ist jetzt gleichfalls in die Extremitätenbasis gelangt und die stark kraniale Wachstumsrichtung der beiden folgenden lässt den gleichen Erfolg bald erwarten. Die noch weiter kaudal erscheinenden Urwirbel haben ebenfalls kurze Fortsätze gebildet, welche in gleicher Richtung wie die vorhergehenden von den Myotomen abgehen, aber sich durch grössere Breite kennzeichnen. Von der Flossenanlage selbst wäre zu sagen, dass dieselbe anfängt aus der Oberfläche herauszutreten und dass das früher verdickte Ektoderm über derselben jetzt eine ausgesprochene Falte, Fig. 16 (ef) geformt hat, welche kranial, wie der Mesodermwulst, plötzlich auftritt, kaudalwärts jedoch allmählich verstreicht.

Der nächst ältere Embryo war 137 h alt. An dem Oberflächenbild Fig. 17 sind die ersten vier Urwirbelfortsätze nicht mehr in der früheren Form erkennbar. Dieselben sind jetzt kranial und etwas ventral von dem vorderen Flossenende als vier hellere Erhabenheiten sichtbar, von denen die beiden ersten dicht aneinander liegen und sich dachziegelförmig decken, während die beiden folgenden rundliche Form besitzen und etwas weiter von einander abstehen. Quer- und

Sagittalschnitte geben Aufschluss über diese Änderung und zeigen, dass die vier hellen Knöpfe des Oberflächenbildes wirklich nichts anderes sind, als die abgelösten verdickten Enden der vier ersten Myotomfortsätze. Gleichzeitig ergiebt sich aber auch, dass von den Urwirbelfortsätzen ausser diesen abgetrennten peripheren Enden auch noch ein kleines dorsal davon gelegenes Stück eines jeden erhalten bleibt, das ungefähr in der Höhe der Flossenanlage liegt, aber wegen ihrer geringen Dimensionen die Oberfläche nicht konturieren. Auf Fig. 18 ist dieser Rest des vierten Fortsatzes (uf_4) zu sehen.

Von den Nerven für den zweiten bis fünften Urwirbel besitzt in diesem Stadium nur der fünfte ein wohl ausgebildetes Ganglion, während die vorhergehenden zwei dasselbe verloren haben und nur mit einer ventralen Wurzel wie der vorderste aus dem Medullarrohr entspringen. — Die Flossenanlage hat sich bei diesem Embryo jetzt in fast rein dorsaler Richtung etwas weiter über den Dotter erhoben. Sie beginnt wie früher mit dem Ende des fünften Urwirbels, reicht kaudal aber um eine halbe Myotombreite weiter zurück als im letzten Stadium. Auf den ersten Schnitten, welche die Flosse treffen, ist im Innern derselben weiter nicht zu sehen, als das dicht gestellte mesodermale Zellmaterial derselben. Mit dem vollgetroffenen sechsten Myotom und dem zweiten definitiven Spinalganglion aber wird das ventrale Ende des sechsten Fortsatzes mit angeschnitten, Fig. 19. Auf den ersten Blick meint man eine epitheliale Knospe (pkn) in der Flossenbasis vor sich zu haben, die sich von dem dorsal davon liegenden zugehörigen Myotomfortsatz (uf_6) abgeschnürt hat. Das ist aber, wie die nebenstehende Rekonstruktion Fig. 20 zeigt, nicht richtig. Es hat sich vielmehr das periphere, in der Flossenbasis gelegene Ende des Urwirbelfortsatzes, von seiner Lage nahe der Somatopleura gegen die Flossenbasis hin verbreitert, und lässt im Innern dieser Anschwellung manchmal ein feines Lumen erkennen. Die beiden folgenden Fortsätze

zeigen diese Bildung gleichfalls, nur ist die Erweiterung hier von geringerer Grösse, namentlich an dem dritten Urwirbelfortsatz der Flossenbasis, der in Fig. 21 auf dem Schnitt, und in Fig. 22 rekonstruiert zur Darstellung gekommen ist. Der neunte und zehnte Myotomfortsatz zeigte nur eine geringe Verdickung seines periphenen Endes und der letzte war als äusserst verdünnter Zellstrang noch bis zu seinem Myotom verfolgbar, während die vorhergehenden schon von den zugehörigen Urwirbeln abgetrennt waren. Kaudalwärts von der Flossenanlage sind die Fortsätze gleichfalls weiter entwickelt, Fig. 23 (uf_{11}), und umgreifen mit abnehmender Länge den Dotter derart, dass die ventrale Umwachsungsgrenze eine nach vorn geneigte Linie bildet, in deren Verlängerung über das Gebiet der Flossenanlage hinaus, sich die Reste des zweiten bis fünften Urwirbelfortsatzes sich anschliessen, wie das die Oberflächenfigur 17 erkennen lässt, welche zugleich ein gutes Bild von der zweifachen Knickung der Myotome giebt. Auf der Strecke, über welche die Flossenbasis reicht, ist also zunächst die Bildung der ventralen Rumpfmuskulatur im Rückstand. Wären hier die Fortsätze wie im kaudalen Gebiet entwickelt, so müssten sie ventral der Flossenbasis an die Dotteroberfläche treten und hier sichtbar sein, was weder an dem Oberflächenbild noch auf den Schnitten zu sehen ist[1]). Wie wir beobachten können, stellen die Fortsätze des sechsten bis zehnten Myotoms, in der Flossenbasis angelangt, ihr ventrales Wachstum ein, und beginnen zunächst die Bildung der Flossenmuskulatur. Das geschieht in folgender Weise: Von den auf Fig. 20 mit dkn und vkn bezeichneten Stellen des verdickten Endes jedes Urwirbelfortsatzes wächst eine Zellknospe gegen die dorsale und ventrale Flossenkante hin, die an ihrem peripheren Ende ein feines von epithelial geordneten Zellen be-

[1]) Eine Verdickung der ventralen Enden der kaudal von der Flossenanlage gelegenen Myotome ist auch an dem unmittelbar auf die Flossenanlage folgenden Myotomfortsatze nicht vorhanden.

grenztes Lumen aufweist, Fig. 24 und 25, dkn und vkn. Sehr bald verlängern sich hierauf die beiden Knospen dicht unter dem Ektoderm in die Flossenanlage hinein, Fig. 26 und 27, dkn und vkn. Vergleichen wir nun die gegebenen vier Rekonstruktionsbilder 22, 20, 25 und 27, so erkennen wir in dem medial von der punktierten Linie gelegenen Abschnitt den

Fig. 1.



früheren ventralen Urwirbelfortsatz wieder, während der lateral gelegene Abschnitt als etwas Neues aus diesem hervorgegangen ist. Wir haben also zunächst die Bildung einer Primärknospe, Fig. 22 (pkn), welche sich vergrössert und zwei sekundäre bildet, Fig. 25 und 27 (dkn und vkn), ohne dass ihr Zusammenhang mit dem ventralen Ende des Urwirbelfortsatzes (uf) verloren geht.

Der Form nach könnten wir deshalb auch sagen, dass direkt von dem verdickten Ende des Urwirbelfortsatzes aus, die Bildung einer dorsalen und ventralen Knospe gegen die Flossenkante hin erfolgt. Noch während der Bildung seiner Knospe resp. Knospen verliert der Myotomfortsatz die epitheliale Struktur seiner Wandung und ist als dunklere Zellmasse (histologisch jedoch deutlich abgrenzbar) stets etwas weiter ventral zu verfolgen als seine Knospe, Fig. 24 (uf). Diese Lösung des epithelialen Verbandes ergreift dann anschliessend auch das mediale Ende der beiden Sekundärknospen, Fig. 26, und den sie verbindenden Zellstrang, Fig. 27, so dass nur das periphere Ende beider Knospen zunächst noch primitiv epithelial erhalten bleibt. Derselbe Vorgang spielt sich an allen fünf in der Flossenbasis gelegenen Fortsätzen ab und der letzte giebt dabei gleichfalls seinen Zusammenhang mit dem Myotom auf. Bei weiterem Wachstum verdünnt sich das Verbindungsstück zweier Knospen mehr und mehr, bis es endlich verschwindet und die Knospen dann eine selbständige Lage in der Flosse erhalten, fünf an der dorsalen und fünf an der ventralen Wand. Diese Form wird aber erst spät erreicht, denn selbst nach dem ersten Auftreten des Skelettes sieht man noch häufig die Knospen in Verbindung mit dem Urwirbelfortsatz, dem sie angehören, wie das die beistehende Textfigur 1 erkennen lässt. Wie bei Selachiern beginnt auch beim Stör hierauf die Umwandlung der Knospen in Muskelsubstanz zunächst an ihrem centralen Ende. — Um sich eine richtige Vorstellung von der Lage der ventralen Urwirbelfortsätze und ihrer Knospen in der Flossenbasis zu machen, ist es nötig einige Horizontalschnittserien durchzusehen. Die Textfiguren 2, A und B sind solchen entnommen. Ich habe diese schematisch gehaltenen Prismenzeichnungen aus einer grösseren Anzahl von Schnitten zusammengestellt. Auf der ersten Abbildung sind die verdickten Enden der ventralen Urwirbelfortsätze in der Flossenbasis quer durchschnitten zu sehen. Sie liegen dicht bei einander und

nehmen nur ein kleines centrales Feld der Basis ein. Wenn wir uns erinnern, dass die ganze Flossenbasis, so weit sie über die Rumpffläche sich erhebt, eine Länge von kaum drei Urwirbelbreiten besitzt und wir nun sehen, dass von dieser Ausdehnung kaum die Hälfte dem Abstand zwischen erster und letzter Knospe gleichkommt, so gewinnen wir eine Vorstellung von dem Zusammenrücken der ventralen Myotomfortsätze in der Flossenbasis. Die zweite Figur B zeigt die dorsalen Muskelknospen

Fig. 2.



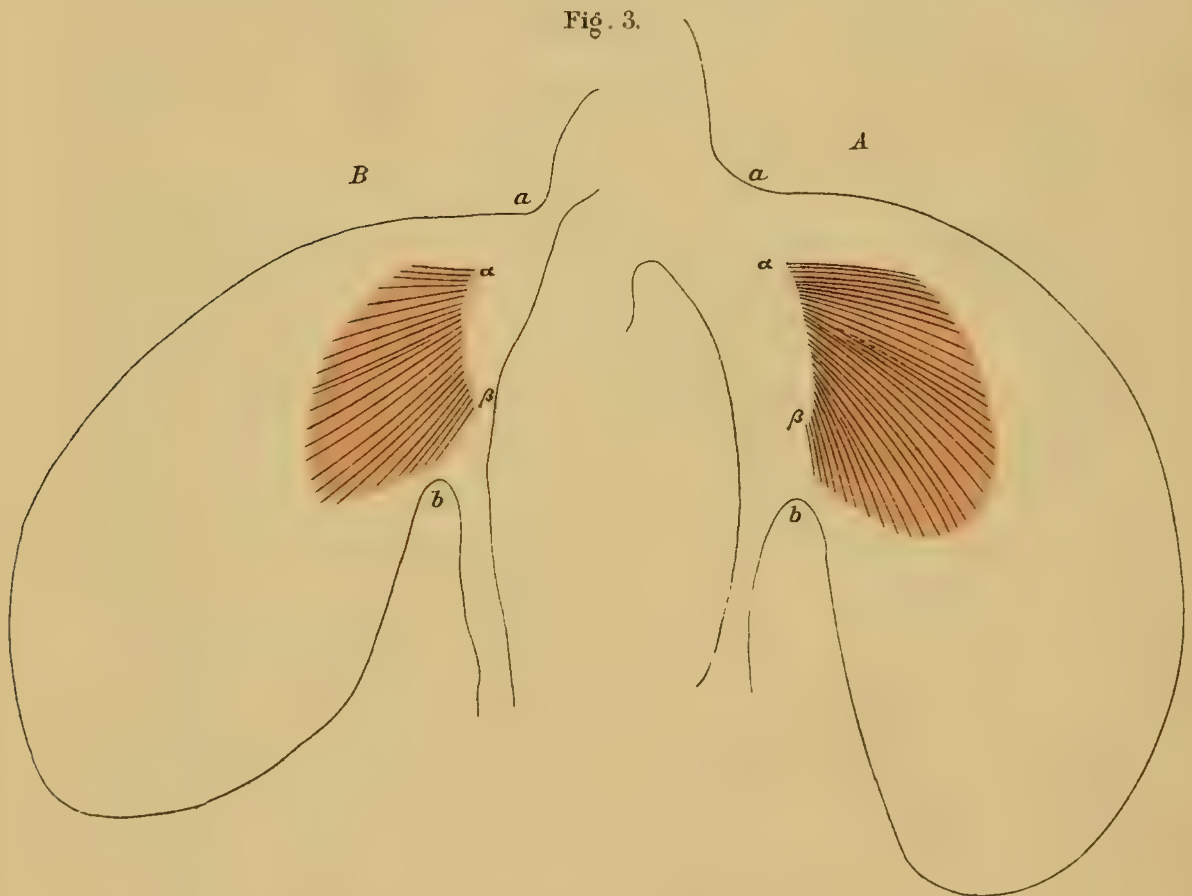
nach ihrer Abtrennung von den Urwirbelfortsätzen. Dieselben haben sich schon auf eine kurze Strecke fächerförmig divergent in die Flosse hinein entwickelt und sind mit Ausnahme ihres äussersten Endes schon in Muskelgewebe verwandelt. An ihren medialen Enden vermissen wir aber ihre frühere Selbständigkeit; hier sind dieselben zu einer gemeinsamen Schichte vereinigt. Ursache davon ist die dichte Lage der einzelnen Knospen, welche einen Zusammenfluss aller bewirkt, sobald der streng epitheliale Bau

derselben zu sein aufhört. Diese dichte Lage der Knospen ist bedingt durch die Konzentration. Ich wählte diesen von Dohrn (84) in anderem Sinne gebrauchten Namen für einen Vorgang, den ich bei Selachiern zuerst beobachtet und folgendermassen geschildert hatte: „Konzentration ist das allmähliche Zurückbleiben der horizontalen Basislänge der Flosse gegenüber jenem Abschnitt des Rumpfes, in dessen Bereich dieselbe zur Anlage kommt“. Auch bei der Bildung der Reptilienextremität konnte ich diesen Vorgang beobachten, der nun ebenso bei der Entwickelung der Brustflosse des Störs in leicht kenntlicher Weise in Erscheinung tritt.

Ja, ich glaube durch ein paar Messungen der Flossenbasis von verschieden alten Embryonen einen weiteren Beleg für die Richtigkeit meiner Ansicht erbringen zu können. Die Messungen erfolgten an Kombinationszeichnungen von Horizontalschnitten. Tragen wir den Umriss der Flosse von der Textfigur 2 B auf die Figur A ein, wie das die punktierte Linie anzeigt, so ist die Länge des ektodermalen Saumes bei beiden gleich und = ab, obwohl die beiden Embryonen im Alter sowohl, wie in der Gesamtkörperlänge differieren. Vergleichen wir ferner den Abstand der ersten und letzten Muskelknospe $\alpha\beta$ auf beiden Figuren, so ist er wiederum genau derselbe. Nehmen wir jetzt die gleichen Maasse bei zwei noch älteren Embryonen von 432 h und 384 h, Textfigur 3 A und B, so ist die Ansatzlinie der dorsalen Muskelschichte am Skelett kaum länger als der frühere Abstand der ersten und letzten Knospe, während die Flossenlichtung jetzt sogar einen kürzeren Längsdurchmesser als früher besitzt. Diese Einengung der Flossenlichtung nannte Dohrn Konzentration und sie führte zu der irrigen Vorstellung, dass die Flosse an ihrer kaudalen Cirkumferenz sich ablöse, und dadurch die Flossenbasis samt den darin enthaltenen Gebilden eingeengt würde. Thatsächlich wird die Lage der Muskelknospen und der Verlauf der Nerven von dieser Änderung der Flossenlichtung

gar nicht berührt und ist der Vorgang wohl auf eine Veränderung des vorhandenen Bindegewebes zurückzuführen. Die wirkliche Konzentration der Flossenbasis aber kommt in dem fast unveränderten Maasse $\alpha - \beta$ bei den vier sehr verschieden alten Embryonen zum Ausdruck, denn damit ist ein Zurückbleiben der horizontalen Basislänge der Flosse gegenüber jenem Abschnitt des Rumpfes, in dessen Bereich dieselbe zur Anlage

Fig. 3.

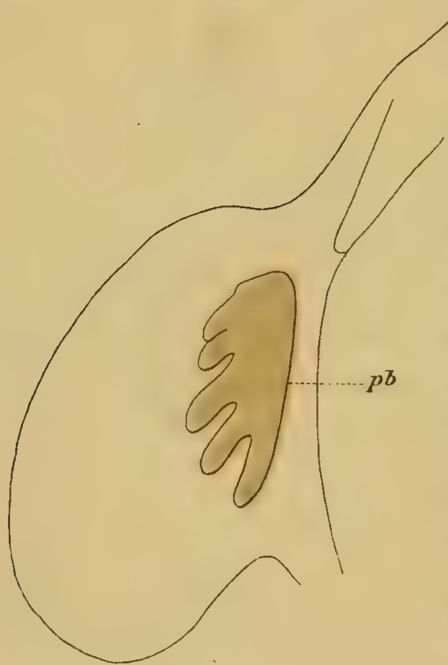


kommt, wohl erwiesen und die stärkere Längsausdehnung des Rumpfes wird durch den konvergenten Verlauf der Spinalnerven dauernd messbar. „Die Folgen der Konzentration für die Flosse selbst sind an allen ihren Komponenten, den Muskelknospen, Nerven, Gefässen und Strahlen die gleichen. Sie bestehen darin, dass durch das zunehmende Wachstum der einzelnen Komponenten dieselben in der mehr konstant bleibenden

Basis zusammenrücken und sich endlich unter einander verbinden." Was ich mit diesen Worten für die Selachierflosse aussprach, mag auch für die Ganoidenflosse gelten, aber mit dem Zusatz, dass die Konzentration hier eine viel stärkere ist und viel früher ihren Einfluss ausübt, als bei Selachiern. Ja die erste Anlage der Flosse tritt schon in verkürzter Form in Erscheinung, denn die breite Ausdehnung der ersten Flossenanlage über eine noch grössere Anzahl von Urwirbeln, als sich später an ihrer Bildung beteiligen, kommt wohl bei Selachiern, aber nicht beim Stör vor. Deshalb sind auch die vereinigenden Folgen der Konzentration bei der Störbrustflosse viel auffallender; es kommt, wie wir sahen, zu einem völligen Zusammenfluss der basalen Knospenenden, so dass die einzelnen Knospen erst weiter peripher getrennt sichtbar werden, wie das die Textfigur 2 B zeigt. Aber auch dieser Zustand erhält sich nicht lange; mit weiterem Längs- und Dickenwachstum der Knospen zerfallen dieselben zugleich in einzelne Bündel und damit ist die metamere Struktur der Muskulatur überhaupt nicht mehr nachweisbar. Die dorsale und ventrale Muskulatur ist von diesem Zeitpunkt ab eine gleichmässige Schichte, wie das die Rekonstruktionsfigur für die beiden älteren Embryonen erkennen lassen, Textfigur 3 A und B. Die breiten Anastomosen benachbarter Knospen, wie ich sie bei Selachiern fand, sind als die Vorstufe dieser stärkeren Vereinigung aufzufassen, und es ergiebt sich der Schluss, dass die erste Anlage der Selachier- und Ganoidenbrustflosse sich durch die stärkere Konzentration der letzteren unterscheidet. Ein weiterer wichtiger Unterschied ist die verschiedene Zahl der Urwirbel, die sich an dem Aufbau der Flossenmuskulatur beteiligen, und die verschiedene Art der Knospenbildung. Nach den Angaben von Rabl (92) und mir (93) sind es bei Torpedo 26, bei Pristiurus 11, bei Acanthias 11, bei Mustelus 11 und bei Scyllium nach der Notiz Cornings (96) 9 Urwirbel,

welche von ihrer breiten ventralen Kante zwei hintereinander gelegene Primärknospen in die Flossenbasis treiben, welche nach ihrer Abschnürung sich teilen und die beiden sekundären dorsalen und ventralen eines Segmentes liefern. Beim Stör hingegen sind es bloss mehr fünf Myotome, die mit schmalen, ventralen Fortsätzen die Flossenbasis erreichen und hier jede eine Primärknospe bilden, aus denen durch Sprossung und Abschnürung die entsprechenden dorsalen uud ventralen sekundären, gleichfalls in der Einzahl, hervorgehen. Abortivknospen, die bei Selachiern auf eine ursprünglich ausgedehnte Flossenanlage hinweisen, sind beim Stör zu keiner Zeit an den kaudal folgenden ventralen Urwirbelfortsätzen vorhanden. Ob freilich nicht eine breitere Anlage des ersten Mesodermwulstes bei jüngeren Embryonen vorkommt, vermag ich an meinem Material nicht zu entscheiden.

Fig. 4.



Nach diesen Bemerkungen über das Verhalten der Muskelknospen fahre ich mit der Darstellung der weiteren Entwickelung der Flosse fort. Sobald die dorsale und ventrale Muskulatur zu der in Textfigur 2 B abgebildeten Form gebildet ist, wird zwischen beiden das Skelett als verdickte Gewebsschichte sichtbar und eine Rekonstruktionsfigur aus Horizontalschnitten durch die Flossenbasis giebt das Bild der Textfigur 4.

Parallel mit der Somatopleura und in geringer Entfernung von dieser liegt das primäre Basale (pb), von dem aus fünf kurze Strahlen in die Flosse hinein sich erstrecken und denselben Verlauf wie die gleichliegenden Muskelknospen der Text-

figur 2 B zeigen. Basale und Strahlen bilden eine völlig einheitliche Masse. Die grössere Breite des Basale an seinem kranialen Ende führe ich zurück auf den hier herrschenden stärkeren Konzentrationsdruck der schon grössere basale Strahlenabschnitte zur Vereinigung bringt. Es drückt sich das sowohl in der kaudal abnehmenden Dicke der einzelnen Strahlen, und vor allem auch darin aus, dass die Zwischenräume zwischen den ersten drei Strahlen wesentlich den folgenden nachstehen. Als wichtiges, die Konzentration begünstigendes Moment ist auch noch die kaudale Wachstumsrichtung der Flosse zu betonen, und die Art ihrer Wirkung ist aus beistehendem Schema verständlich.

Fig. 5.



Um durch eine naturgetreue Abbildung die histologische Differenzierung des Skelettes in diesem Stadium vor Augen zu führen, habe ich die Fig. 28 beigefügt. Der Schnitt trifft das Basale (pb) und den letzten Strahl (r_5). Die scheinbare Trennung beider, welche der helle Streif andeutet, wird durch den letzten Flossennerven bedingt, der sich an dieser Stelle medial des Basale gabelt, und dessen dorsaler Ast hier das Basale überschreitet. Nach aussen sind vier Muskelknospen (dkn) schief durchschnitten zu sehen. Die zwischen dem kranialen Ende des Basale und der Somatopleura gelegene Muskelanlage ist dieselbe, welche auf der Rekonstruktionsfigur 29 mit uf bezeichnet und aus den Urwirbelfortsätzen in der Flossenbasis hervorgegangen ist. Ob nur die drei ersten oder alle Fortsätze nach Abgabe ihrer Knospen fortbestehen und an dieser Bildung teilnehmen, konnte ich nicht sicher entscheiden.

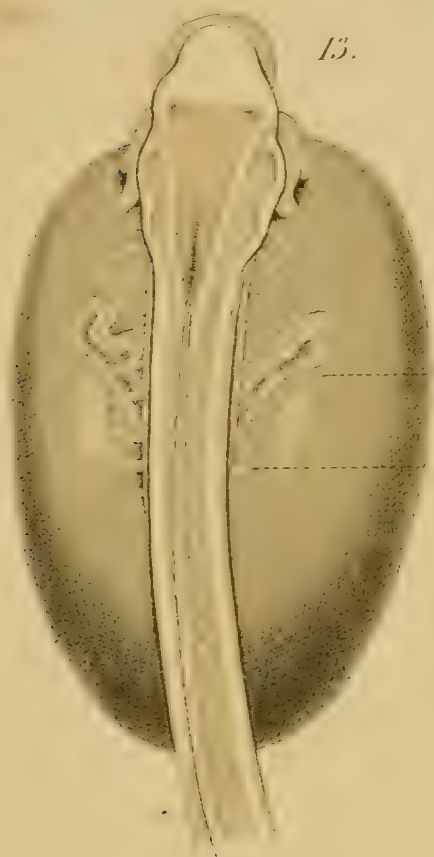
Bei Selachiern fand ich als Beginn der Entwickelung des Skelettes ein Stadium, in dem bloss das Basale vorhanden war. Eine solche Form konnte ich an meinen Präparaten nicht entdecken. Es fehlen mir aber Horizontalschnittserien durch ein wenig jüngere Embryonen, welche die Frage entscheiden könnten.

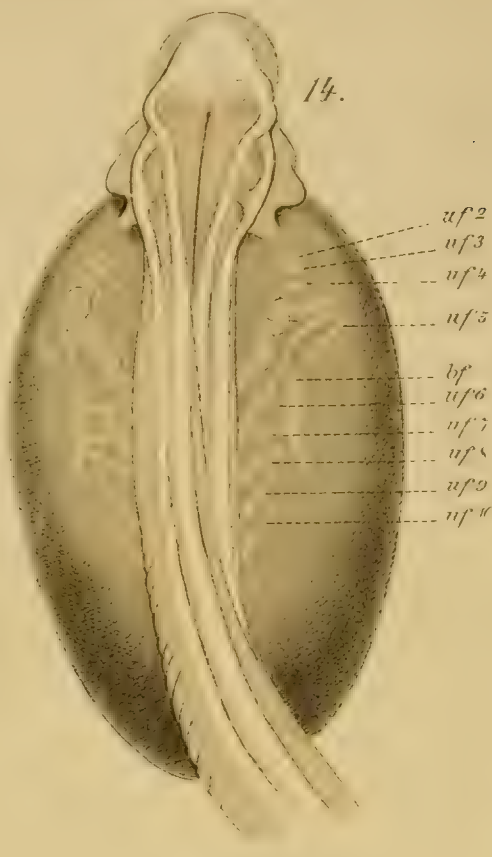
Eine erste Anlage des Skelettes als getrennte Strahlen fehlt aber sicher. Da wir annehmen müssen, dass die Konzentration mit ihren Folgen auf das Skelett ebenso wie auf die Muskulatur ihren Einfluss nimmt, so werden wir uns aber nicht wundern, das Skelett in der beschriebenen Form auftreten zu sehen, denn wir können ja an der starken, basalen Vereinigung der Muskelknospen den Intensitätsgrad der Konzentration ablesen und derselbe muss mehr als genügen, um die einzelnen Strahlen zur basalen Verschmelzung zu bringen. Ja, ich muss sagen, dass eine erste Anlage völlig getrennter Strahlen zu dieser Entwickelungszeit sofort die Unhaltbarkeit meiner Ansicht von der Konzentration ergeben müsste.

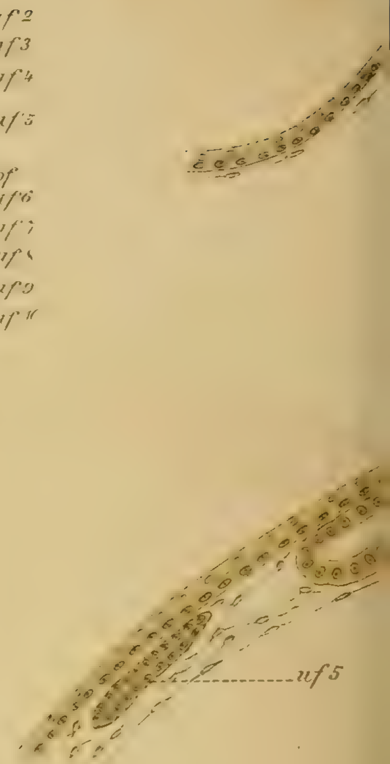
An einer Querschnittserie eines nur wenig älteren Stadiums ist auch die erste Gürtelbildung als zwei kurze Fortsätze zu sehen, die von dem vordersten Abschnitt des Basale, welches sich in die Rumpfwand vergrössert hat, ausgehen, Fig. 29. Es besteht also die Gürtelanlage aus einem Mittelstück, von dem der dorsale und ventrale Fortsatz abzweigen.

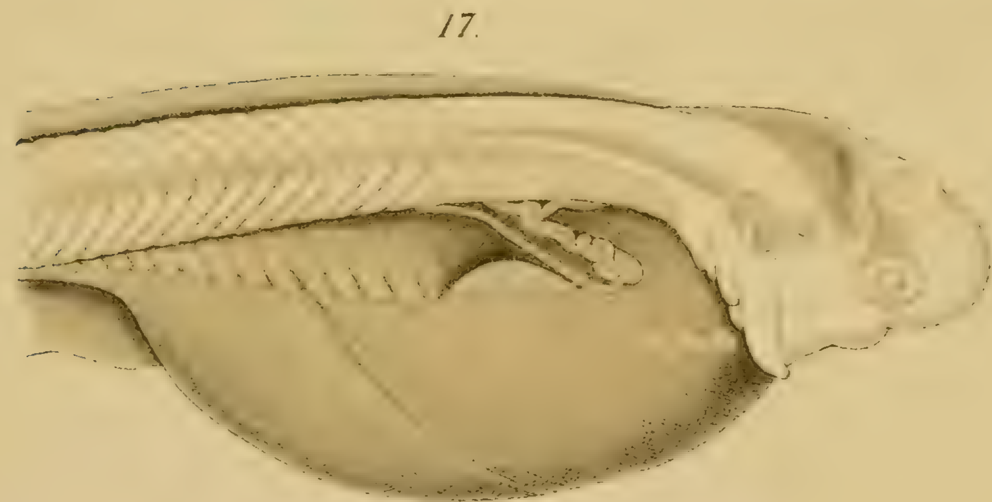
Es ist nun an der Zeit, auch der Nerven wieder Erwähnung zu thun. Dieselben sind leider nicht so früh zu erkennen und bis in Knospen zu verfolgen, wie bei Selachiern. Mit Sicherheit gelang es mir erst in diesem Stadium ihren Verlauf zu erkennen. Wie bei der starken Konzentration zu erwarten war, ist der Weg der fünf Spinalnerven (serial der 2.—6.) zur Flossenbasis ein stark konvergenter und in Textfigur 6 nach einer Sagittalschnittserie abgebildet.

Medial des Basale spaltet sich jeder Nerv in einen dorsalen und ventralen Ast zur Versorgung der zugehörigen Knospen,

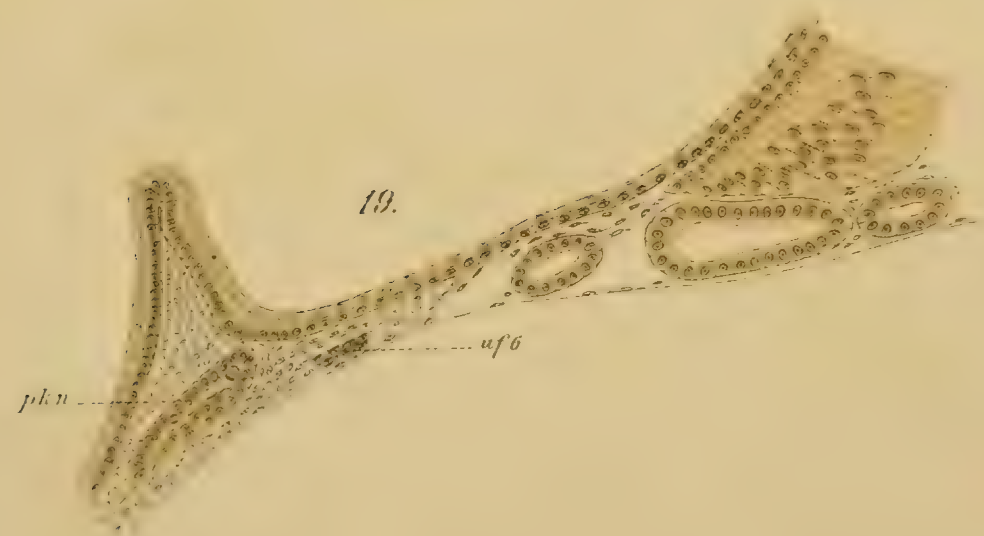

13.
uf5
uf8

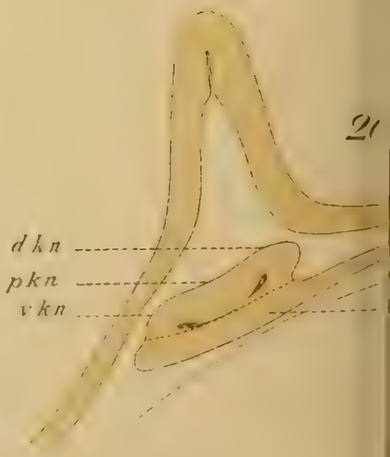

14.
uf2
uf3
uf4
uf5
bf
uf6
uf7
uf8
uf9
uf10


uf5


17.


cf
mw
sp


19.
uf6
pkn


dkn
pkn
vkn

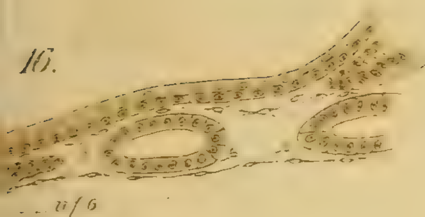
Krapf gez. v.

















Verlag v. J.F. Bergmann Wiesbaden.

Fig. 30 u. 44. Eine Plexusbildung in der Basis vermochte ich bei der ausserordentlichen Zartheit der Nerven in diesem Stadium nicht zu sehen. Was die Beziehungen der Nerven zur Skelettanlage betrifft, so darf nicht zu sagen vergessen werden, dass die beiden ersten zunächst vor dem dorsalen Gürtelfortsatz liegen, Fig. 30, während der dritte Nerv hinter demselben seinen Weg zur Flosse nimmt. Mit weiterer Ausbildung des Schultergürtels werden aber die beiden ersten Nerven von dem dorsalen

Fig. 6.

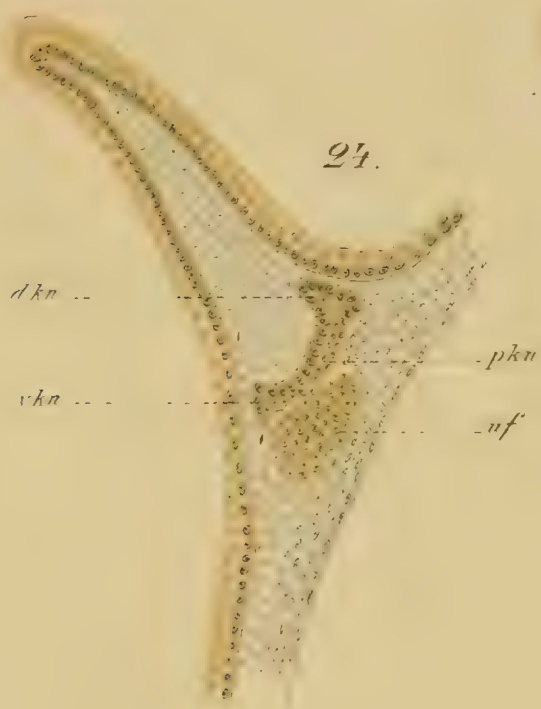


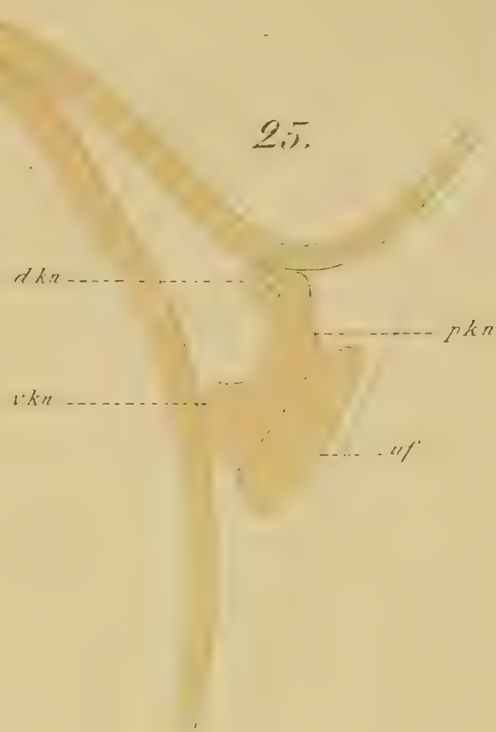
Gürtelfortsatz an seiner Wurzel umschlossen, so dass ihre Teilungsstelle noch in den Bereich des basalen Gürtelstückes fällt. Es ist die Stelle, wo die ersten dorsalen Muskelbündel von dem Basale entspringen, also zugleich die Grenze zwischen primärem Basale und seinem Gürtelstück. Von dem dritten Nerv wird ferner der ventrale Ast desselben in einem Ausschnitt des Korakoidfortsatzes aufgenommen.

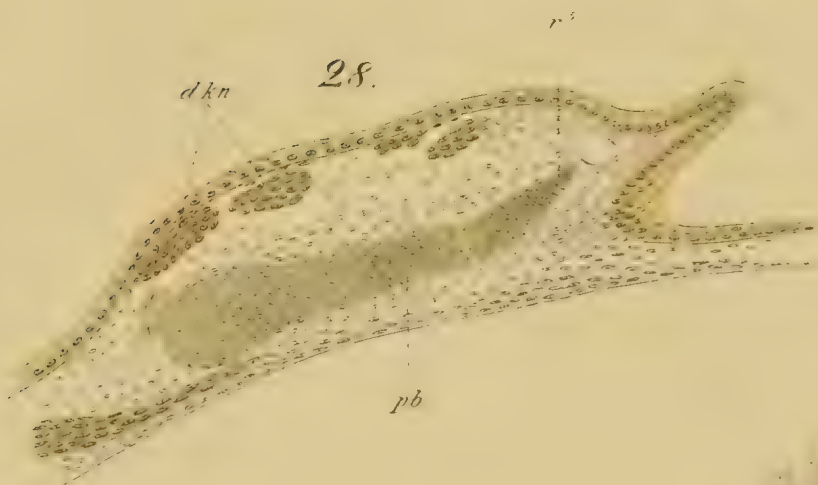
Den Hypoglossus konnte ich an dieser Serie noch nicht bis an sein peripheres Endgebiet verfolgen, doch ist sein Ursprung

und sein bogenförmiger Verlauf um die Kiemenregion aus der Textfigur 6 gleichfalls ersichtlich. Eine sehr feine Verbindung desselben mit dem ersten Flossennerven war jetzt nachzuweisen.

Der nächste Embryo, den ich beschreiben will, war 280 h alt. Sein Oberflächenbild ist die Fig. 32. Der Unterschied gegenüber der Fig. 17 scheint auffallend, und es ist wohl angezeigt, zunächst ein Zwischenstadium kurz zu besprechen, wie es die Fig. 31 wiedergiebt. Die Änderung betrifft die ventralen Urwirbelfortsätze vor und nach der Flossenanlage. Die bei Fig. 17 erwähnten ventralen Enden der vier vorderen Myotome sind mit zunehmender Grösse näher an einander gerückt und die beiden ersten zu einem Stück vereinigt, das sich wieder dachziegelförmig über das folgende schiebt. Die auf die Flossenanlage folgenden Myotomfortsätze haben sich stärker kranial verlängert, so dass zwei in den Bereich der Flossenbasis geraten. Die Flosse selbst ist viel grösser geworden, doch ist es vor allem der periphere Hautsaum, der rasch sich ausdehnt, während die centralen Gebilde der Basis sich viel langsamer vergrössern. Das kommt auch an der Fig. 32 schon äusserlich zur Beobachtung, da hier sowohl der Gürtel (vg) wie die Strahlen die Oberfläche konturieren. Der von der ventralen Gürtelspange ausgehende helle Wulst kann nichts anderes sein, als die verschmolzenen drei Stücke uf_3, uf_4 und uf_5 des vorigen Stadiums, Fig. 31. Zerlegen wir diesen Embryo in Horizontalschnitte und betrachten wir jene, die durch die Flossenbasis gehen und in Fig. 33 und 34 dargestellt sind, so erhalten wir ein Bild von der Gestalt des Skelettes. Das Gewebe ist Vorknorpel und die Strahlen sind länger und breiter geworden. Dieselben sind gleichzeitig schärfer begrenzt und beginnen sich schon von dem Basale abzutrennen. Die beiden ersten Strahlen (r_1 und$_2$), die auf der Textfigur 4 schon nahe aneinander liegen, sind jetzt ihrer ganzen Länge nach, aber bloss entsprechend einem schmalen Streifen ihres Umfanges verschmolzen, und



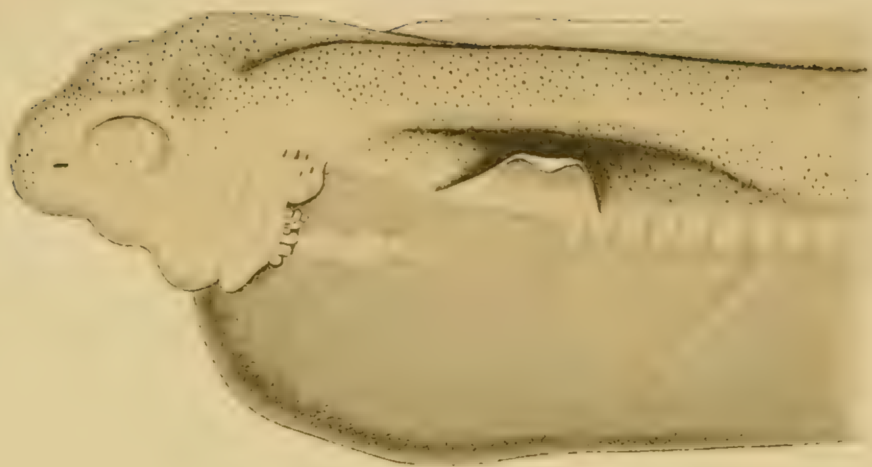






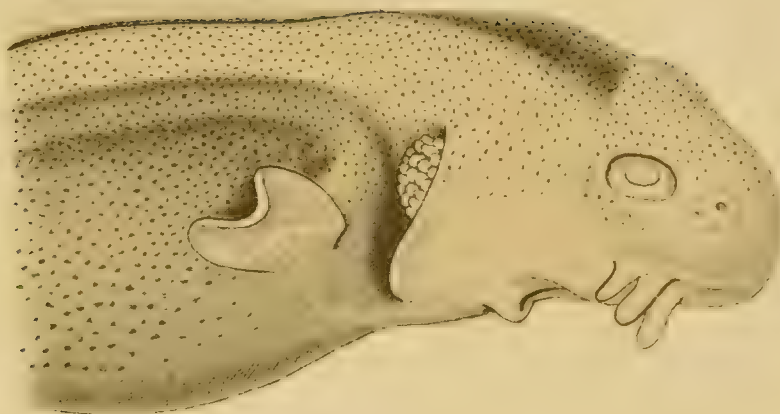


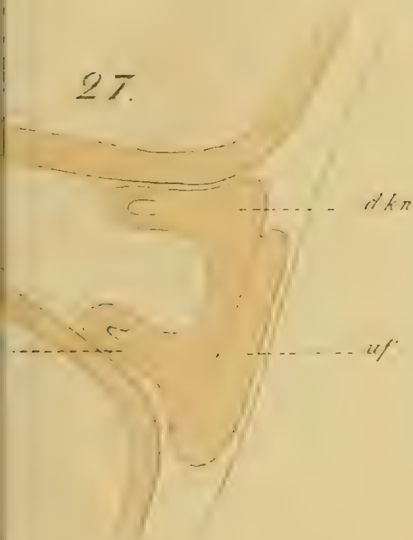
C. Krapf gez. u. lith.


31.

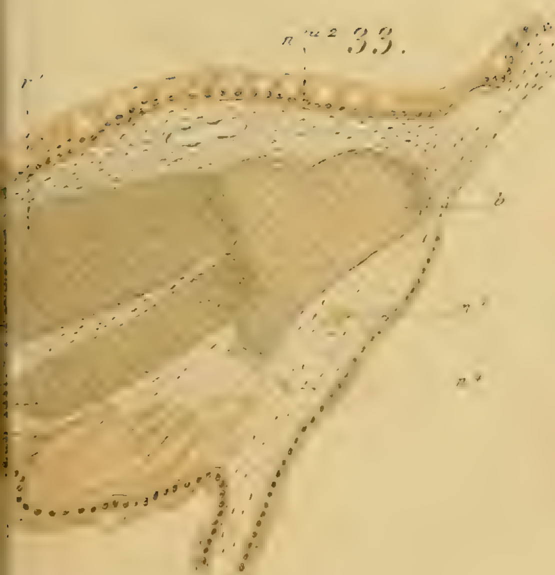


26.


32.



27.

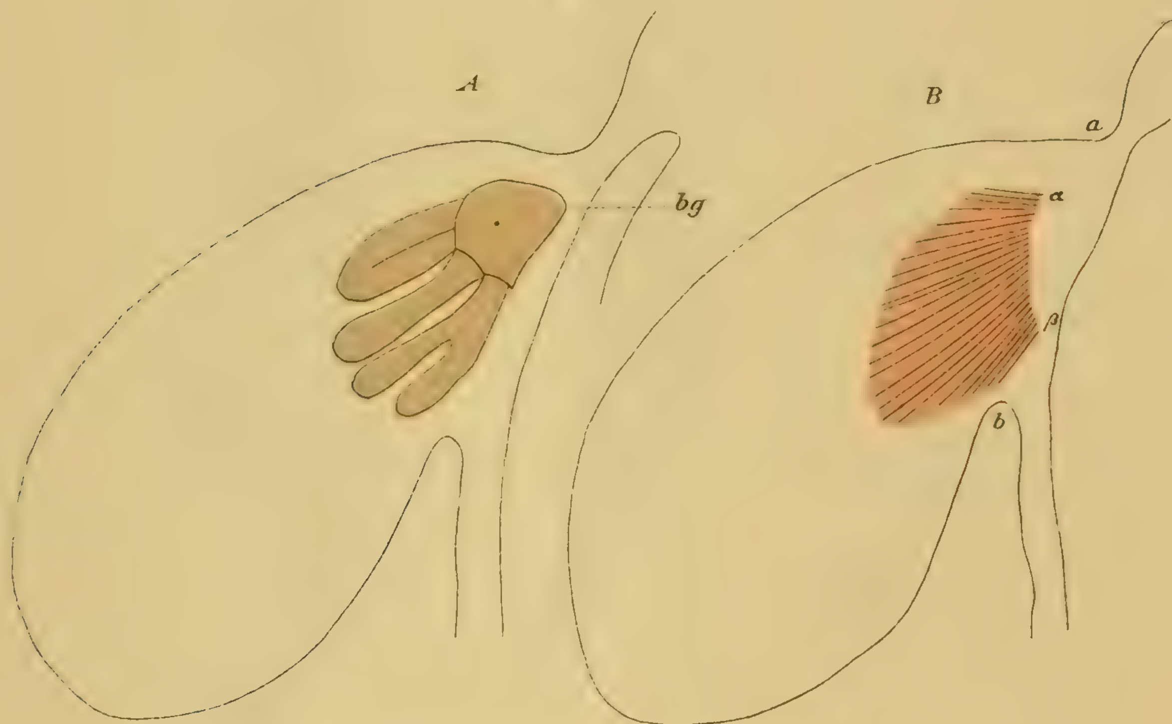

33.



34.

sind deshalb in ihrer Form noch deutlich erkennbar. Zu leichterem Verständnis habe ich von dem Skelett sowohl wie von einer Muskelschichte dieser Flosse ein Rekonstruktionsbild mit dem Prisma hergestellt, Textfig. 7 A B. Es ergiebt sich daraus für die Muskulatur zunächst, dass hier der Zerfall der Knospen in feinere Bündel schon erfolgt ist. Passen wir nun die beiden Zeichnungen genau aufeinander und übertragen wir die scharfe

Fig. 7.

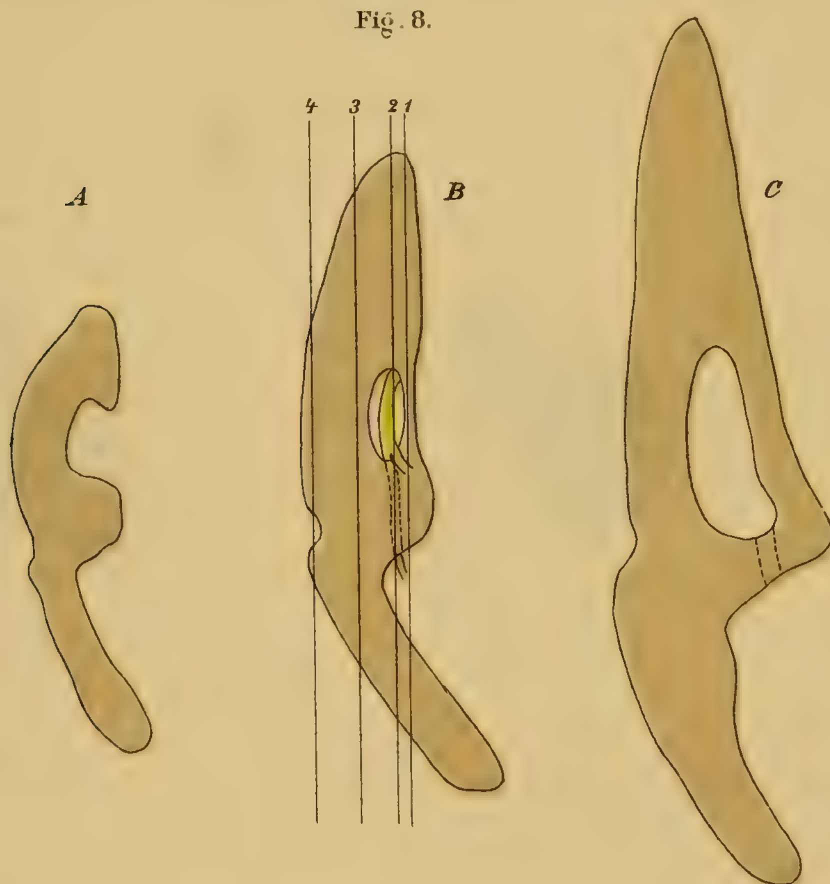


Ansatzlinie der Muskulatur auf das Skelettbild, so erhalten wir in der punktierten Linie zugleich eine mediale Grenzlinie für das Basale. Was nach innen darüber hinausreicht, ist als Gürtelstück des Basale anzusprechen (bg). Ausserdem ergiebt sich, dass die Quergliederung als etwas Sekundäres in keinem bestimmten Zusammenhang mit der primitiven Längsgliederung gebracht werden darf, denn die Quertrennung isoliert hier einerseits Radien vom Basale, während sie andererseits das kaudale Stück des Basale, das mit

den beiden letzten Strahlen in Verbindung steht, vom übrigen löst.

Von einer Querschnittserie durch einen jüngeren Embryo habe ich mehrere Schnitte abgebildet, Fig. 35—38, um an denselben die Ausdehnung der Gürtelanlage und ihre Beziehung zu den drei ersten Nerven zu zeigen.

Fig. 8.

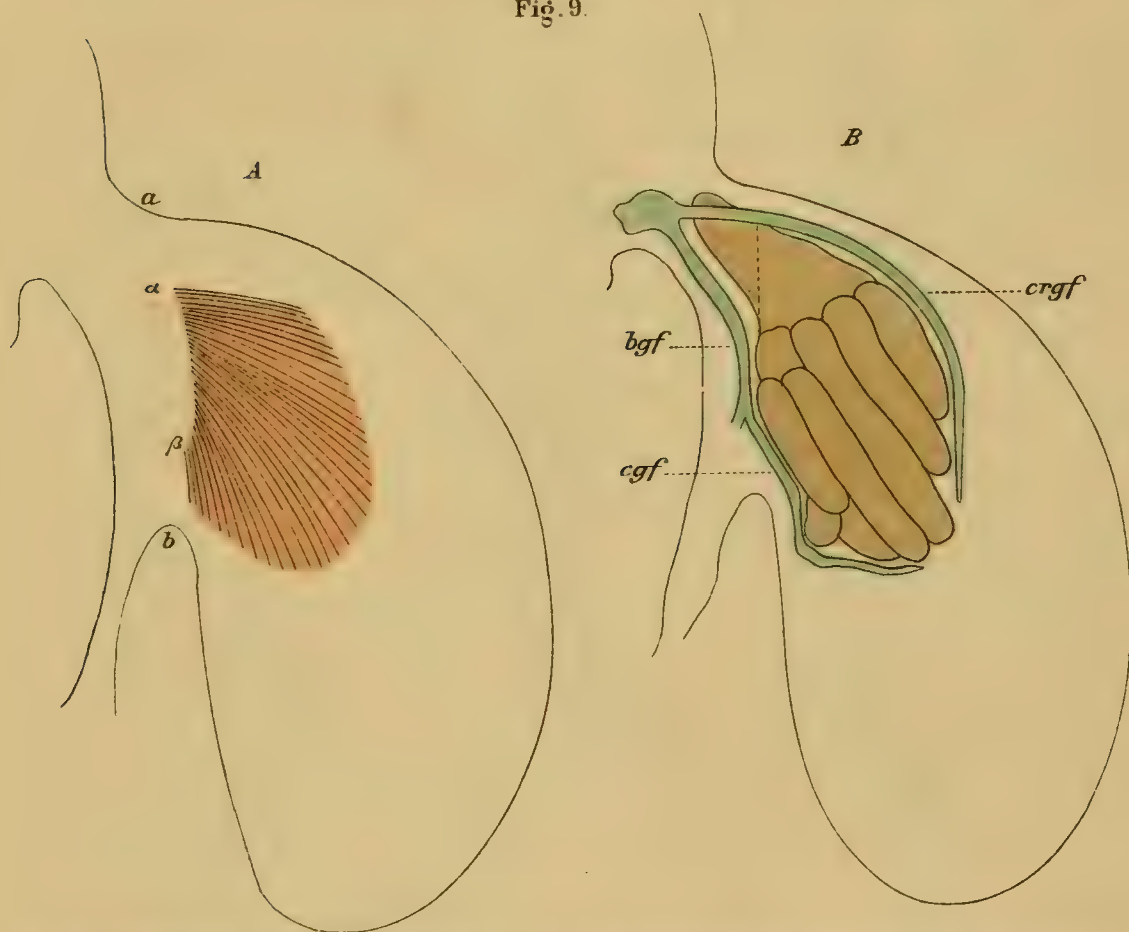


Der Schnitt der Figur 35 trifft das kraniale Ende des Basale (pb) und damit zugleich dessen dorsalen Fortsatz (dg) an seiner Wurzel und im vorderen Anschnitt. Der ventrale Gürtelfortsatz, der ein wenig mehr kaudal von dem Basale, aber in kranialer Richtung abgeht, ist deshalb ungefähr in seiner Mitte schief durchschnitten und auf der Figur mit (vg) bezeichnet. Die schematische Abbildung, Textfigur 8 B, auf welcher die Lage der beschriebenen Schnitte angegeben ist, wird

die Orientierung erleichtern. Der nächste trifft den Nervenkanal, der den dorsalen Fortsatz an seiner Ursprungsstelle vom Basale in schiefer Richtung von vorne, oben und innen nach unten, hinten und aussen durchbricht und auf die dorsale Fläche des Flossenskelettes mündet. Infolge dessen sind drei Skelettstücke sichtbar. Das dorsale ist der Skapularfortsatz (dg), der die Decke des Kanales bildet, das mittlere ist das basale Gürtelstück (bg) und zugleich der Boden des Kanales und das untere ist der Korakoidfortsatz (vg). Zwischen dem oberen und mittleren Abschnitt verlaufen der 6. und 7. Spinalnerv (n_1 und n_2) zur Flossenmuskulatur und teilen sich, an dem Basale angelangt, wie alle anderen in einen dorsalen und ventralen Ast zur Innervierung jener vordersten Muskelbündel, die aus der ersten und zweiten Knospe ihren Ursprung genommen haben, dm und vm. Die beiden ventralen Äste durchlaufen dabei einen feinen Kanal, der das Basale durchsetzt und die Nerven ihrem Bestimmungsgebiet auf der ventralen Flossenseite zuführt. Meine frühere Angabe ist also richtig, dass die beiden ersten Nerven mit ihrer Teilungsstelle noch in den Bereich des Skelettes fallen und ist das an der erwähnten schematischen Figur kenntlich. Diese Teilungsstelle bedeutet nach meiner Ansicht zugleich die Grenze zwischen dem primären Basale und dem basalen Gürtelstück. — Kaudalwärts schliesst sich der Hauptkanal wieder und die Gürtelfortsätze werden nun in Verbindung mit dem Basalstück getroffen, wie das die Abbildung 36 zeigt. Endlich fällt nur mehr der kaudalste Abschnitt beider Fortsätze in den Schnitt und dann finden wir, wie in Figur 38, den ventralen Ast des dritten Nerven in einer Rinne des Korakoidfortsatzes verlaufen.

Während also auf Figur 30 die beiden ersten Flossennerven noch ohne Beziehung zum Skelett von vorne und oben in die Flosse laufen, sind sie in diesem Stadium schon in dasselbe aufgenommen und die Textfigur 8 zeigt, wie dieser Einschluss in der Entwickelung allmählich erfolgt.

Der nächste Embryo, den ich beschreiben will, war 18 Tage alt. An dem Oberflächenbild derselben, Figur 39, ist die Ausdehnung des Schultergürtels leicht erkennbar. Wir sehen, dass die ventrale Spange in etwas kranialer Richtung von dem Basalstück abgeht, während die dorsale einen rechten Winkel mit demselben einschliesst. Von einer Horizontalschnittserie durch



denselben interessiert uns zunächst wieder die Form des Skelettes, welche aus den beiden Figuren 40 und 41 und aus der Rekonstruktionsfigur 9 A und B zu erkennen ist. Die beiden letzten Strahlen (r_4 und r_5) haben sich nochmals durch Quergliederung von dem gemeinsamen früheren Basalstück getrennt und der letzte hat an seinem peripheren Ende zwei sekundäre Strahlen gebildet. Der wichtigste Unterschied ist aber der, dass die einzelnen Strahlen, die früher durch grössere Zwischenräume von

einander getrennt waren, jetzt durch ihre Volumszunahme eng aneinander gerückt sind, so dass nur ein schmaler Bindegewebszug die Grenze zwischen denselben noch anzeigt. An den peripheren Strahlenenden, die in der histologischen Entwickelung noch etwas zurück sind, kommt es an manchen Stellen sogar vorübergehend zur Bildung einer einheitlichen Skelettschichte, wodurch vielleicht Wiedersheim (95) verleitet wurde eine einheitliche vorknorpelige Anlage für das ganze Skelett zu beschreiben. Würde die an den beiden ersten Strahlen beobachtete Verschmelzung, alle Strahlen erfassen und sie zu einer einheitlichen Masse vereinigen, so müsste das, glaube ich, zu der Skelettform des Polypterus und Kalamoichtysbrustflosse führen. — In Bezug auf die erstere muss ich jedoch sagen, dass die zahlreichen Nervenlöcher, die Wiedersheim in die Mittelplatte des Skelettes einzeichnet, entweder keine sind, oder dass die Flossenentwickelung dieses Ganoiden in absolut verschiedener Weise, wie bei Acipenser, Selachier und Teleostier vor sich gehen muss. Nach dem vorher Gesagten kann ich jedoch die Vermutung nicht unterdrücken, dass es sich hier um Reste der früheren Zwischenräume zwischen den ursprünglich getrennten Strahlen handelt. Es wird mir das umso wahrscheinlicher, da Wiedersheim im Kapitel über die peripheren Nerven angiebt, dass der 2. bis 6. Spinalnerv die Versorgung der Flossenmuskulatur übernimmt. Also genau so, wie beim Stör. Die Nerven müssen aber dann, wie bei allen bisher untersuchten Selachier- und Ganoidenflossen, sich medial des Basale gabeln und nicht lateral von demselben.

An einem Schnitt, der das Skelett etwas mehr dorsal trifft als der in Figur 40 abgebildete, können wir die mittlerweile erfolgte Erweiterung des Nervenkanals und seine Auskleidung mit Muskulatur sehr leicht erkennen, Figur 42.

Von der Muskulatur, Textfigur 9 B, ist nichts neues zu sagen, ausser vielleicht, dass der Zerfall in feinere Bündel noch weiter

gegangen ist und eine metamere Struktur selbst an dem äussersten Rande derselben nicht mehr zu erkennen ist. Die Ursprungslinie derselben von dem Skelett habe ich wie früher auf die Abbildung des letzteren übertragen und habe hier auch die Eintrittsstellen der Nerven in die Flossenbasis kenntlich gemacht. Die drei letzten liegen in gleichen Abständen, die beiden ersten dicht beisammen.

Fig. 10.



Verfolgen wir diese Serie ventralwärts durch, so giebt uns dieselbe ferner Aufschluss, was aus den vordersten abgetrennten Urwirbelfortsätzen geworden ist. Schon bei dem letzten Embryo waren dieselben zu einem Längsmuskel verschmolzen und jetzt sehen wir, dass derselbe kaudal an der ventralen Gürtelspange und kranial an dem Hyoid Ansatz gefunden hat. Er ist also als M. coracohyoideus zu bezeichnen und wird von dem

Hypoglossus versorgt. Seine Lage und wechselseitige Vereinigung in der Mittellinie ist aus der Textfigur 10 A zu ersehen. Auf Seite 12 habe ich ferner angegeben, dass auch noch ein dorsal davon gelegenes Stück der ventralen Myotomfortsätze sich erhält. Diese segmentalen kleineren Abschnitte vereinigen sich gleichfalls zu einem Längsmuskel, der Anschluss an das Skelett gewinnt und dann in diesem Stadium das vordere Ende des basalen Gürtelstückes mit den beiden letzten Kiemenbogen verbindet. Kurz vor seinem Ansatze vereinigt er sich gleichfalls in der Mittellinie mit dem der anderen Seite. Er ist auf Textfigur 10 B dargestellt und wäre vielleicht als M. basiarcualis zu bezeichnen. Seine Innervation besorgt selbstverständlich gleichfalls der Hypoglossus und zwar in ähnlicher Weise, wie Harrison dies für den Lachs angiebt.

Aus einer Serie von einem älteren Embryo von 26 Tagen habe ich einen Querschnitt durch die Flosse in der Ebene der Eintrittsstelle des dritten Nerven in Figur 44 abgebildet. Das Skelett ist knorpelig geworden und die Strahlen werden dadurch nicht nur schärfer umgrenzt, sondern nehmen auch etwas an Kaliber ab, so dass dieselben wieder etwas weiter von einander abstehen und auch die beiden ersten ihre frühere lineare Vereinigungen lösen. Betrachten wir den auf Textfigur 8 C und im Schnitt auf Figur 43 abgebildeten Schultergürtel dieses Embryo, so ähnelt derselbe nur wenig der gedrungenen starken Form, welche derselbe bei dem erwachsenen Fische besitzt; es erinnert die schlanke, gestreckte Gestalt fast an einen Squalidenschultergürtel. Von diesem Stadium aus erfolgt aber die Massenzunahme desselben sehr rasch und bei einem Embryo von 32 Tagen bekommen wir schon das Querschnittsbild der Figur 45, welches dieses Dickenwachstum deutlich erkennen lässt. Die Strahlen nehmen während dieser Entwickelungszeit ebenfalls an Kaliber zu und die Zwischenräume derselben werden wieder geringer, wie das aus der Figur 46 ersichtlich ist.

Zum Schlusse noch ein paar Worte über die Gefässverzweigung in der Flosse. Bei dem Embryo, der die erste Skelettbildung erkennen liess, war ein feines Gefäss in der seitlichen Rumpfwand, längs der Flossenbasis vorhanden, das mit seinem vordersten Abschnitt in die hintere Cardinalis mündete. Von diesem Längsstamm, der an vielen Stellen eine Verdoppelung erkennen liess, liefen in regelmässigen Zwischenräumen je ein feiner dorsaler und ventraler Ast über resp. unter dem Skelett in die Flosse, seinen Weg zwischen den Strahlen und der Muskulatur gemeinsam mit den Nerven nehmend. Ein Verhalten, wie ich es übereinstimmend auch bei Selachiern gefunden hatte. Aber ausserdem waren zwei unpaare, etwas stärkere Äste vorhanden, welche in der Ebene des Skelettes, dem kranialen und kaudalen Flossenrand entlang liefen und von denen das hintere zugleich die letzte Fortsetzung des Längsstammes selbst bildete. — Bei dem älteren Embryo von 180 h, dessen Schnittserie die Figuren 40 und 41 entstammen, sind diese beiden Randgefässe (crgf) und (cgf) sehr erweitert und übertreffen die metameren paarigen Flossengefässe mehrmals an Kaliber. Ich habe den Verlauf derselben auch auf der Rekonstruktionsfigur 9 B, Seite 28 eingezeichnet, aber hier die metameren Gefässe weggelassen, da sie in anderer Ebene liegen. Das kraniale Randgefäss entspringt dicht vor dem Abgang der dorsalen Gürtelspange, kreuzt dieselbe an ihrem vorderen Rand, Fig. 45, und nimmt nun seinen Weg an der Aussenseite des ersten Strahles, Fig. 40, biegt am Ende desselben kaudalwärts um und erreicht das Ende des nächsten. — Das kaudale Randgefäss bildet die Forsetzung des basalen Längsgefässes und verläuft an dem freien Rand des letzten Strahles, Fig. 41. Am Ende desselben wendet es sich nach vorn und umsäumt die letzten Strahlen. Zwischen diesen beiden Randgefässen treten die regelmässigen Flossengefässe in Begleitung der Nerven in dieselbe ein, Fig. 46 (dgf und vgf).

Nachdem ich die Entwickelung der Störbrustflosse so weit beschrieben habe, will ich versuchen, den begonnenen Vergleich zwischen der Selachier- und Ganoidenbrustflosse auch für die Entwickelung des Skelettes, ferner für die Nerven- und Gefässanlage durchzuführen. In Bezug auf das Skelett ist zunächst wieder darauf aufmerksam zu machen, dass die Strahlenbildung sich genau in den Bahnen hält, welche ihr von den vorhandenen Muskelknospen vorgeschrieben werden. Diese Beziehung bedingt aber zugleich die Annahme, dass auf beide dieselben Bildungskräfte in gleicher Weise einwirken, wie ich das für die Selachierflosse schon ausgesprochen habe. Wir können also unmittelbar das über die Konzentration und die Zahl der Muskelknospen beim Stör Gesagte auch für das Skelett und seine Strahlen gelten lassen. Stärkere Koncentration und geringere Strahlenzahl ist auch hier der Unterschied von der Selachierflosse. — Das Verhalten der Nerven scheint nun gegen diesen letzten Schluss und dafür zu sprechen, dass eher bei Selachiern die Konzentration eine grössere sein muss, denn hier sehen wir durch dieselbe die Kollektorbildung entstehen, welche bei Torpedo die ersten 13, bei Mustelus die ersten drei Nerven vereinigt, die hierauf durch einen gemeinsamen Kanal ihren Weg zur Flosse nehmen. Beim Stör sind es hingegen nur die beiden ersten Nerven, deren Verlauf das gleiche Verhalten zeigt. Aber wir dürfen nicht vergessen, dass die Gesamtzahl der Flossennerven bei Torpedo 25 und bei Mustelus 10 beträgt, und dass bei einer grösseren Zahl von beteiligten Segmenten das Abrücken derselben von der Flossenbasis selbstverständlich auffallender in Erscheinung treten muss. Absolute Längenmasse der Flossenbasis und des betreffenden Rumpfabschnittes in verschiedenen Stadien würden hier entscheiden. Ich habe solche nicht zur Verfügung. Nur für erwachsene Exemplare besitze ich Notizen. Danach stand bei Torpedo die Entfernung des ersten und letzten Nerven in der

Flossenbasis zu der Entfernung der beiden zugehörigen Spinalganglien im Verhältnis von 1 : 1,4, bei Mustelus von 1 : 1,6 und beim Stör von 1 : 2. Ich lege auf diese Zahlen, obwohl sie sehr gut zu dem Vorhergesagten passen, gar kein Gewicht, denn die Fehlerquellen sind bei wenigen Messungen zu gross; aber gegen die Annahme einer stärkeren Konzentration der Störbrustflosse sprechen sie auch nicht und diese findet sich ja in der Entwickelung der Muskulatur deutlich genug ausgedrückt. Die Anordnung der Flossengefässe ist übereinstimmend mit jener bei Selachiern. Von einem basalen Längsstamm treten jedem Strahl entsprechend ein dorsaler und ventraler Ast in die Flosse und nehmen ihre Lage zwischen Skelett und Muskulatur. Die beim Stör vorhandenen Randgefässe fehlen aber den Selachiern. In Bezug der Muskulatur ist noch zu sagen, dass die Bildung der vor der Flossenanlage gelegenen ventralen Längsmuskulatur bei Ganoiden und Selachier genau in derselben Weise vor sich geht, denn wie Corning (95) bei Selachiern fand, sind es auch hier fünf Urwirbel, welche zu langen Fortsätzen auswachsen, sich aneinander legen und verschmelzen[1]). Eine Abtrennung der peripheren Abschnitte wird dabei gleichfalls statthaben, wenigstens lässt die Anordnung der Muskulatur am erwachsenen Tier darauf rechnen. Ich konnte ferner an einem Exemplar von Mustelus plebejus durch Präparation die Zusammensetzung des Hypoglossus aus fünf Cervikalnerven erkennen. Die beiden kranialsten davon sind sehr feine Fädchen und nur mit der Lupe sicher zu präparieren[2]). Eine Verbindung mit dem folgenden ersten Flossennerv ist nicht vorhanden.

Die Vergleichung der Entwickelung der Brustflosse des Störs und der Selachier ist also ohne Schwierigkeit durchführbar und ergiebt den Schluss, dass die Ganoidenbrustflosse eine höher spezialisierte

1) Serial werden es höchstwahrscheinlich nicht dieselben sein.

2) Wie viele ein Ganglion besassen, habe ich nicht weiter untersucht.

Form darstellt, welche sich schon sehr frühzeitig von jener Urform abgezweigt haben muss, aus der auch die Selachierflosse ihren Ausgang genommen, sich aber konservativer verhalten hat.

Durch die Arbeiten Boyers (92), Cornings (94) und die neueste, sorgfältige Untersuchung Harrisons (96) sind wir jetzt auch über die erste Entwickelung der Teleostierbrustflosse gut unterrichtet. Der erste Anfang derselben ist auch hier eine Wucherung der Somatopleura, welche einen Zellwulst bildet, der sich bei Salmo über den vierten, fünften und sechsten Urwirbel, bei Fundulus über die vier ersten Myotome erstreckt. Hierauf verdickt und faltet sich das darüber liegende Ektoderm. Zwischen dem Gehörbläschen und der Vorniere liegen fünf Urwirbel, von denen der erste rudimentäre Form zeigt und bald verschwindet, während die folgenden vier je einen schmalen Fortsatz an ihrer Basis in ventrokranialer Richtung bilden. Der erste von diesen Fortsätzen entwickelt sich nicht weiter, die übrigen drei wachsen jedoch zu langen Zellsträngen aus, deren verdicktes Ende sich isoliert und zu einem Längsmuskel, dem Coracohyoideus, sich vereinigen. Der vierte Fortsatz gelangt dabei durch sein Wachstum in den Bereich der Flossenbasis. Er beteiligt sich jedoch nicht wesentlich an der Bildung der Flossenmuskulatur, höchstens giebt er einige Zellen in das Mesenchym der Flossenlichtung ab. Der sechste Urwirbel bildet gleichfalls einen ventralen Fortsatz, den fünften von vorne gezählt. Er wächst von seinem Myotom gegen die Flossenanlage hin und so stark kopfwärts wie die vorderen. Er schnürt sich allmählich ab und liegt dann als gesonderter, aber nicht deutlich abgegrenzter Zellstrang an der Basis der Flosse. Harrison ist nun der Ansicht, dass dieser Fortsatz, trotzdem man es seiner Lage nach erwarten könnte, ebenfalls keinen Anteil an dem Aufbau der Flossenmuskulatur nimmt; denn derselbe ist noch als gesonderter Zellstrang nachzuweisen zur Zeit ihrer ersten Differenzierung. Harrison hält es für wahr-

scheinlich, dass dieser Fortsatz ursprünglich sich wohl an der Bildung des Muskels coracohyoideus beteiligt und später seine Funktion verloren habe, als die Flosse mehr kopfwärts rückte. Die Urwirbel, die hinter der Flossenanlage liegen, bilden ebenfalls der Reihe nach ventrale Auswüchse, welche aber zu einem Blatt von Muskelgewebe vereinigt, den Dotter umwachsen. Aus ihnen geht die ventrale Rumpfmuskulatur hervor. Beim Auswachsen dieser ventralen Muskellamelle ist die Wachstumsrichtung so stark nach vorn beigehalten, dass sie gerade ventral von der Flossenanlage sich erstreckt und den Schultergürtel endlich erreicht. Die Muskulatur der Brustflosse entwickelt sich unabhängig von den Myotomfortsätzen in dem Mesenchym der Flosse, als eine kontinuierliche Masse auf jeder Seite des knorplichen Skelettes. Dieses selbst besitzt zunächst die Gestalt einer breiten, dünnen Platte, welche der Flossenform entsprechend peripher abgerundet ist und in einen dünnen Stab auswächst der ventral und oral in die Rumpfwand sich eindrängt. Das sind in kurzem die wichtigen Beobachtungen Harrisons, welche mit logischer Konsequenz zu den weiteren Schlüssen des Autors führen. Wir haben nun die Gelegenheit nachzusehen, ob nicht ein Vergleich der Teleostier und Ganoidenbrustflosse einige von diesen auffallenden Thatsachen dem Verständnis näher zu bringen vermag. Vergleichen wir die vordersten Myotome beim Stör und Lachs ihrer Lage nach, so finden wir bei beiden hinter dem Gehörbläschen eine Gruppe von fünf Myotomen, welche ursprünglich, wie bei Selachiern, wohl alle an der Bildung jener ventralen Längsmuskulatur teilnahmen, welche die Kiemenregion mit dem Schultergürtel verbindet. Beim Stör jedoch hat schon das vorderste dieser Myotome diese Aufgabe verloren und sein ventraler Fortsatz verschwindet bald nach der Anlage. Beim Lachs hat diese Reduktion weitere Fortschritte gemacht und es kommt an dem ersten Myotom überhaupt zu keiner Fortsatzbildung mehr. Der Verlauf der



C. Krapf gez. u. lith.



Verlag v. J. F. Bergmann Wiesbaden.

Urwirbelfortsätze ist genau derselbe wie beim Stör; davon wird ein Vergleich der Abbildungen, Fig. 2 Cornings (95) und Fig. 22 Harrison (96) mit meinen Oberflächenbildern überzeugen. Ihre Lage zur Flossenbasis aber ist eine sehr verschiedene und ich glaube diesem Unterschied ist eine grosse Bedeutung zuzumessen. Für den Stör habe ich erwähnt, dass die Flossenanlage unmittelbar hinter dem Fortsatz des fünften Urwirbels beginnt und dieser noch das kraniale Ende derselben streift. Es war mir auch gleich bei der Untersuchung aufgefallen, dass die Flossenbasis sich über die Eintrittsstelle des sechsten ventralen und ersten eigentlichen Extremitätenfortsatzes hinaus bis zu dem kranial folgenden letzten Hypoglossusfortsatz sich erstreckte. Ich ging aber dieser Beobachtung nicht weiter nach. Jetzt freilich wird es mir durch den Vergleich mit der Teleostierflosse wahrscheinlich, dass es sich hier um einen Vorgang handelt, der die Sturionenflosse in Anschluss an die Teleostierflosse bringt. Es ist bei dem Stör jene kraniale Wanderung der Flosse eben angedeutet, welche bei den Teleostiern die verschiedensten und höchsten Grade ihrer Ausbildung erreicht. Beim Lachs beginnt die Flossenanlage um eine Wirbelbreite weiter kranial als beim Stör und deshalb kommt natürlich auch der letzte Hypoglossusfortsatz ganz in den Bereich ihrer Basis zu liegen. Diese Lage involviert für ihn aber zunächst keine Beziehung zur Bildung der Flossenmuskulatur, er liefert vielmehr, nachdem er die Flossenbasis ventral überschritten hat, durch Abtrennen seines verdickten Endes den kaudalen Teil des Musculus coracohyoideus, wie Harrison dies angegeben hat. In Bezug der vorderen Myotomgruppe und ihrer Fortsätze ist also eine Übereinstimmung bei Ganoiden und Teleostiereu leicht zu konstatieren. Die folgenden fünf Urwirbelfortsätze bilden beim Stör in beschriebener Weise die Flossenmuskulatur, und mit Ausnahme des ersten, (serial des sechsten) verlaufen alle folgenden ventro-kranial in die Basis. Anders beim Lachs. Hier sollen dieselben nach

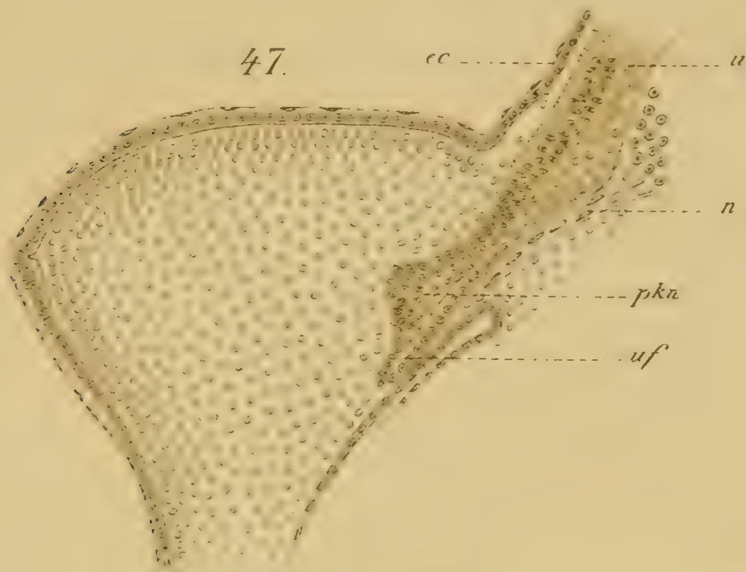
Corning (95) und Harrison (96) in keiner Weise sich an dem Aufbau der Flossenmuskulatur beteiligen und beide Autoren sind geneigt, diese Annahme für alle höheren Wirbeltiere gelten zu lassen. Wenn ich auch diesen Punkt für die Auffassung der gesamten Extremitätenphylogenese keine ausserordentliche Bedeutung zumesse, so ist er doch wichtig genug, um jeden, der sich mit dieser Frage befasst, eingehend zu beschäftigen. Ich habe mir aus dem Vergleich der Teleostier- und Ganoidenbrustflosse eine Meinung hierüber zu bilden versucht. Was zunächst den ventralen Fortsatz des sechsten Urwirbels beim Lachs anlangt, so ist es zum mindesten sehr auffallend, dass derselbe nicht wie der vorhergehende die Flossenbasis ventral überschreitet, sondern in derselben angelangt, Halt macht, und sein verdicktes Ende abschnürt, welches dann als gesonderter nicht deutlich abgegrenzter Zellstrang an der Basis der Flosse liegt. Dieser Zellstrang müsste sich analog mit dem gleich gelegenen beim Stör, an der Bildung der Flossenmuskulatur in irgend welcher Weise beteiligen. Harrison leugnet das. Aber ich muss sagen, ich halte das Argument des Autors, dass dem nicht so sein könne, weil der Zellstrang zur Zeit der ersten Differenzierung der Muskulatur in der Flosse noch in gleicher Lage zu sehen sei", nicht für ausreichend; denn auch beim Stör bleiben die ventralen Fortsätze nach Abschnürung ihrer Knospen erhalten und bei Reptilien konnte ich ebenfalls genau den gleichen Vorgang nachweisen. Die Annahme Harrisons, dass dieser Fortsatz ursprünglich auch ein Bestandteil der M. coracohyoideus war, lässt sich durch einen Vergleich mit der Selachier- und Ganoidenbrustflosse nicht begründen, auch spricht die bei Teleostiern vorhandene Tendenz einer vorhandenen Verschiebung der Flosse eher dagegen, denn die ursprüngliche, von ihren Vorfahren überkommene Lage der Flosse muss wohl jener bei Ganoiden und Selachiern entsprochen haben, bei denen die Flosse mit dem sechsten Myotom beginnt.

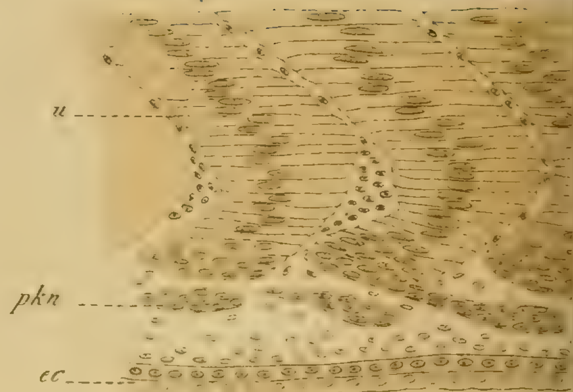
Die entgegengesetzte Tendenz, also kaudale Verschiebung der Flossenbasis, beobachtet man bei der Bildung der Reptilienextremitäten. Dieselbe äussert sich hier in der latero-kaudalen Wachstumsrichtung des sechsten und siebenten Myotomfortsatzes, obgleich dieser und auch noch der folgende Fortsatz selbst von der Bildung der eigentlichen Extremitätenmuskulatur schon ausgeschlossen sind. Auf diese verschiedene Lage der Extremitätenbasis führe ich auch den Unterschied zurück, der bei Teleostiern und Reptilien in der Stellung des fünften und sechsen Urwirbelfortsatzes zu einander sich findet, und auf den schon van Bemelen und Corning aufmerksam machten, ohne eine Erklärung dafür geben zu können. Es war jetzt von grosser Bedeutung zu erfahren, ob bei der starken Verschiebung, welche die Brustflosse sekundär bei den Teleostiern erfuhr, das Material zu ihrer Bildung stets von den gleichen Segmenten geliefert wird, oder mit ihrer Lage wechselt. Nur der Nervenverlauf kann am erwachsenen Tier hierüber noch Aufschluss geben. Die allerdings mangelhaften Angaben in der Litteratur sagen doch soviel, dass der erste Flossennerv, serial immer derselbe, und zwar der zweite Spinalnerv ist (Stannius), während sich der ganze Plexus meist aus zweien, manchmal aus drei Spinalnerven (Lachs) zusammensetzt. Der hier genannte zweite Spinalnerv würde nun nach unserer Zählung dem sechsten Myotom angehören und der erste noch dem Hypoglossus komplex zuzurechnen sein. Harrison giebt jedoch an, dass die vier ersten Spinalnerven, nachdem sie sich zu einem Stamm vereinigt haben, in die Flosse eintreten und dass der erste Flossennerv genetisch zum zweiten Urwirbel gehört, während wir den ersten Flossennerven dem sechsten Myotom zurechnen. Die Ursache dieser grossen Differenz beruht auf einer verschiedenen Auffassung des Hypoglossus. Bestimmen wir jenen letzten Urwirbel, dessen ventraler Fortsatz in die Bildung des Myotom coracohyoideus eingeht,

so ist er bei Selachiern, Ganoiden und Teleostiern der fünfte.

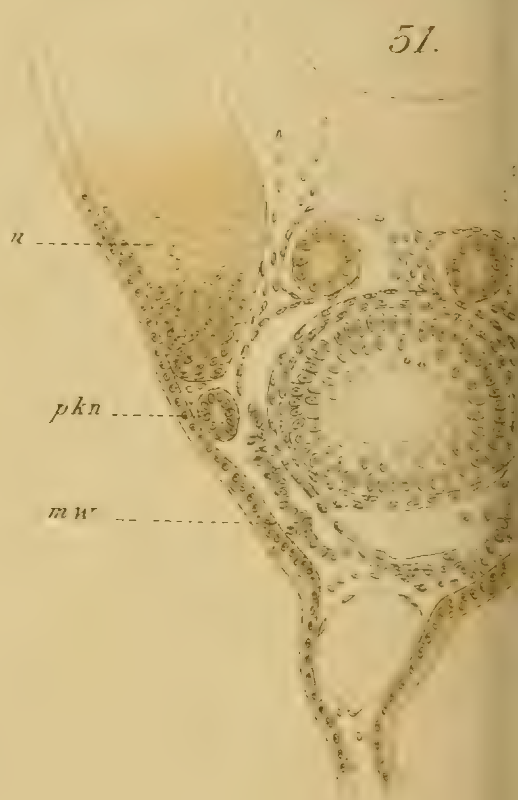
Harrison bezeichnet ihn als vierten, weil er den ersten rudimentären nicht mitrechnet. Der zugehörige Nerv ist gleichzeitig der letzte des Hypoglossusgebietes und muss den kaudalsten Abschnitt des genannten Muskels innervieren. Es ist zugleich der erste definitive Spinalnerv und zeigt meist im erwachsenen Tier eine Verbindung mit dem folgenden ersten Extremitätennerven. Harrison beschreibt nun, dass der M. coracohyoideus entsprechend seiner Genese von dem Hypoglossus und den beiden ersten Spinalnerven innerviert wird. Nach unserer Bezeichnung ist also dieser zweite Spinalnerv Harrisons als erster Spinalnerv dem Hypoglossus zuzurechnen, und beteiligt sich nicht primär an der Innervation der Flossenmuskulatur. Seine Anastomose mit dem folgenden ersten Extremitätennerven ist sekundär und die Ursache ihrer Entstehung schon mehrfach besprochen worden. Nach dieser Rechnung bliebe für die Innervation der Flosse, nachdem wir die beiden ersten Spinalnerven (Harrisons) dem Hypoglossus zugewiesen haben, bloss noch der dritte und vierte als erste und einzige Flossennerven übrig und sind serial als zweiter und dritter Spinalis zu bezeichnen. Harrison fand aber bei seiner Untersuchung, dass auch vom fünften und sechsten Spinalnerv Zweige, die einen sekundären Plexus bilden, zur Flosse verlaufen, und dass der fünfte mit einem Ast zum Teil den M. aductor profundus versorgt. Diese Beobachtung verlangt die Annahme, dass auch das zugehörige Myotom sich einst an der Bildung der Flossenmuskulatur beteiligt hat, oder wahrscheinlich sich noch beteiligt. Es ist serial gezählt das achte. Ich glaube, es könnte vielleicht auch noch das folgende neunte in Frage kommen; wenigstens weist der Plexus zwischen dem zugehörigen und vorhergehenden Spinalnerv darauf hin.

Danach hätten wir also beim Lachs die Bildung der Flossen-

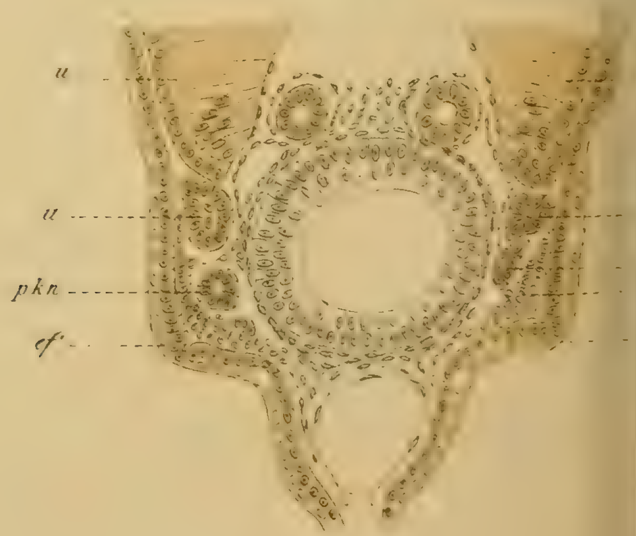

47.
cc
u
n
pkn
uf

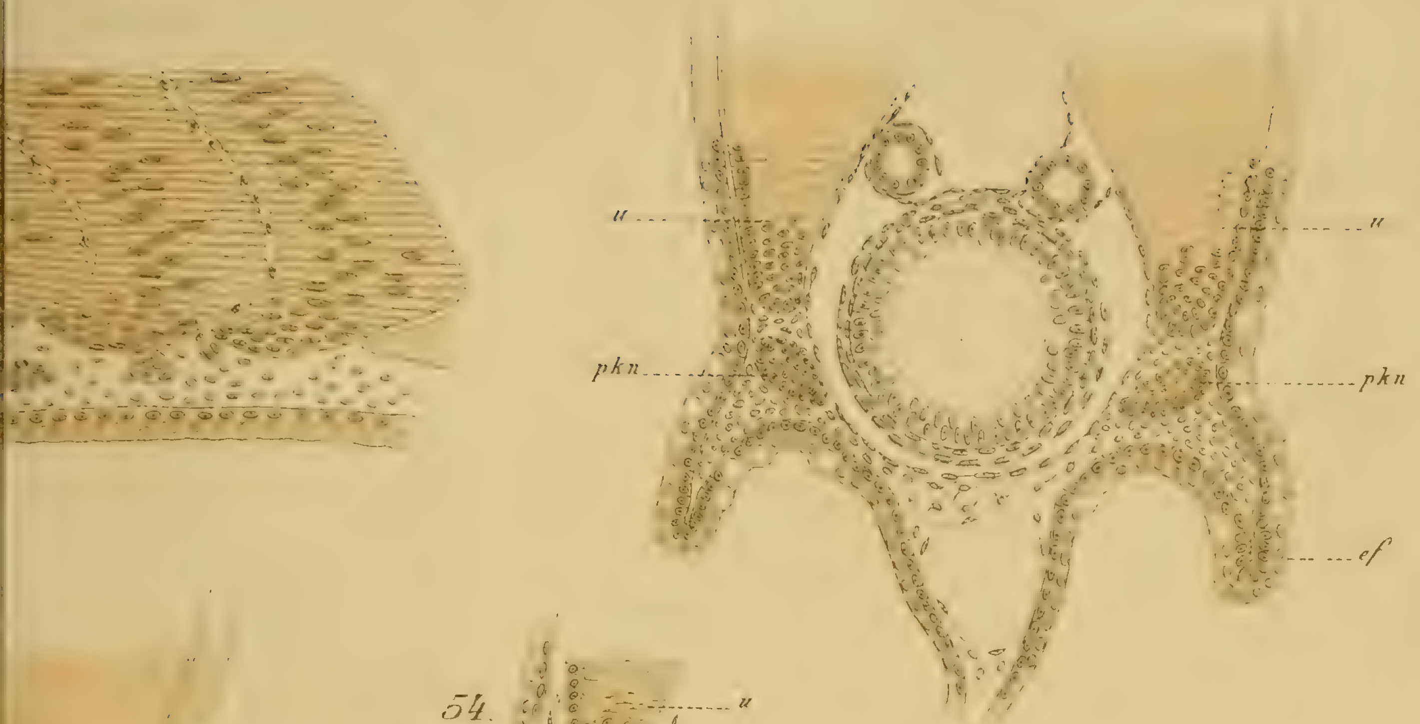

50.
u
pkn
cc


48.
dm
cc
u
vm


51.
u
pkn
mw

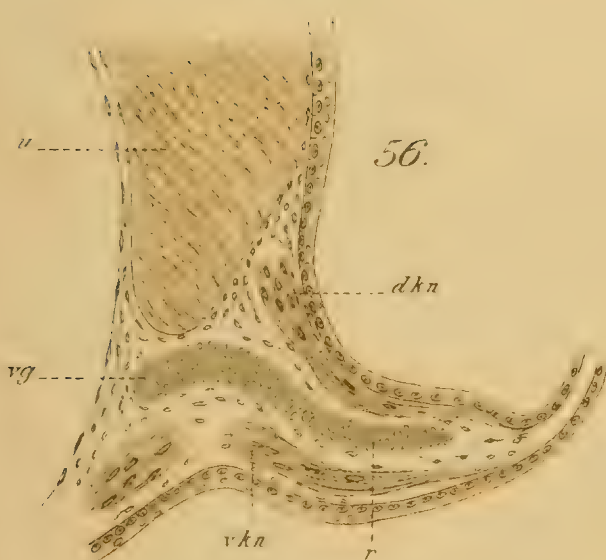

49.
u


52.
u
u
pkn
cf









Verlag v. J.F. Bergmann Wiesbaden.

muskulatur aus den Fortsätzen des sechsten, siebenten, achten und vielleicht des neunten Myotoms zu erwarten, falls wir diese Möglichkeit zunächst überhaupt ins Auge fassen. Über den Fortsatz des sechsten Myotoms ist schon gesprochen worden, es handelt sich nun wesentlich um das Verhalten der kaudal folgenden Urwirbel und um ihre ventralen Fortsätze. Leider aber beschreibt Harrison dieselben nicht so eingehend, wie die vorhergehenden und fertigt ihr Verhalten zusammen mit allen folgenden in dem Passus ab, den ich auf Seite 36 wiedergegeben habe. Auch Corning sagt als Erläuterung seiner schönen Abbildung für den Hecht, die ich hier reproduziere, nur folgendes: „Die fünfte Knospe[1]) liegt unter der Pektoralplatte verborgen. Auf Sagittalschnitten kann man die Lage der Muskelknospen zwischen dem Cölomepithel und der Pektoralplatte erkennen; sie entspricht vollkommen der Lage der Muskelknospen, welche auf Flächenpräparaten von Lacerta in die Pektoralplatte einzutreten scheinen. Man sieht noch auf Figur 2 Muskelknospen, die von den Myotomen 6, 7, 8, 9 abgehen, zum Teil mit ihren

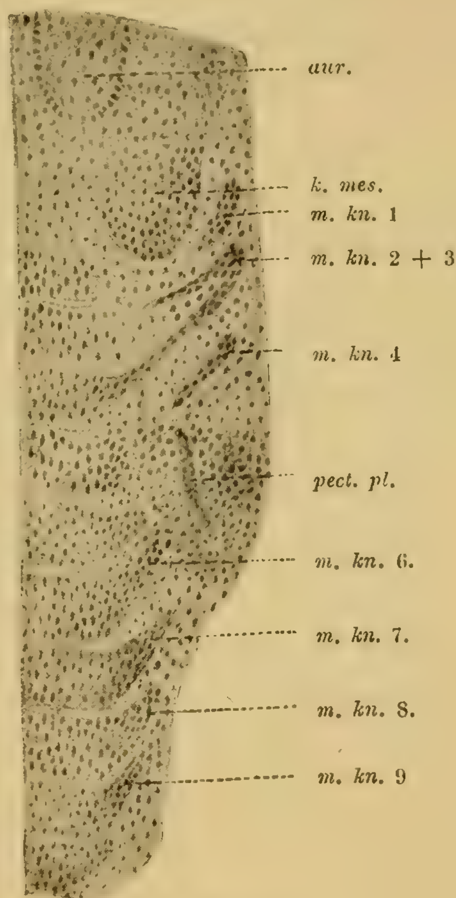


Fig. 11.

[1]) Cornings „fünfte Knospe entspricht meinem sechsten Urwirbelfortsatz“, weil ich die Zahl serial auf den zum Fortsatz gehörigen Urwirbel beziehe, um nicht immer doppelte Zahlenangaben machen zu müssen. Dem entsprechend kann ich aber auch Corning nicht beistimmen, wenn er diesen Fortsatz noch der Hypoglossusmuskulatur zurechnet.

lateralen Enden unter der Pektoralplatte liegen. Sie stehen ebenfalls in[1]) Beziehung zur Bildung der Extremitätenmuskulatur und stellen einfach Muskelknospen dar, aus denen die Bauchmuskulatur hervorgeht.“ Das ist wenig, und doch, wenn wir die Abbildung betrachten und mit der Figur 14 vom Stör vergleichen, genug, um die auffallende Übereinstimmung beider sofort zu erkennen. Sollte am Ende doch eine grössere Zahl von Urwirbelfortsätzen die Flossenmuskulatur liefern? Was hat aber dann diesen Vorgang so beeinflusst, dass seine Beobachtung bei Teleostiern unmöglich wird? Es müssen Ursachen sein, welche beim Stör nicht oder wenigstens nicht in gleichem Masse vorhanden sind. Nach meiner Ansicht wird sowohl die Verschiebung der Flosse und nicht zum geringeren Teil auch die stärkere Konzentration der Teleostierflosse mit daran schuld tragen. Die grössere Intensität der letzteren wird aber durch die Angabe Harrisons, dass die Muskulatur als zusammenhängende Schichte und das Skelett als einheitliche Vorknorpelplatte entsteht, ausser Zweifel gestellt. Bei Reptilien ist aber, trotz einer gewiss noch stärkeren Konzentration die Bildung der Muskulatur aus den Myotomfortsätzen nachzuweisen. Es muss daher wohl an dem Zusammenwirken beider Faktoren, vielleicht auch an der starken Neigung der Flossenbasis liegen, dass die Untersuchung an diesem, allerdings auch im ganzen schwierigen und ungünstigen Material, negativ ausfällt — oder aber, es erfolgt die Bildung der Extremitätenmuskulatur wirklich ganz unabhängig im Mesenchym der Flosse.

Der durchgeführte Vergleich der Ganoiden- und Teleostierbrustflosse kann natürlich über diese Frage keine Entscheidung bringen und wir halten uns daher vollkommen an die thatsächlichen Beobachtungen Harrisons; aber die in vieler Beziehung

[1]) Das Wort „keiner“ ist hier aus Versehen im Texte weggeblieben.

grosse Übereinstimmung der Genese beider Formen weist doch darauf hin, dass es bei den Vorfahren der Teleostier in dieser Hinsicht anders war; und wenn wir dann sehen, dass selbst bei Reptilien die metamere Anlage der Extremitätenmuskulatur noch nachweisbar ist, so finde ich darin eine ernstliche Warnung, den negativen Befund bei Teleostiern in positivem Sinne zu verwerten, und sogar allen höheren Wirbeltieren eine Abstammung ihrer Extremitätenmuskulatur aus den Myotomen absprechen zu wollen. So führt dieser Gedankengang allmählich zu dem in der Einleitung ausgesprochenen hinüber, ob nicht die Kenntnis der Entwickelung der Störbrustflosse auch ein besseres Verständnis für die phylogenetische Entstehung der höheren Wirbeltierextremität mit sich bringen würde? Zur Beantwortung dieser Frage muss ich weiter ausholen. Im vorigen Jahre habe ich die Resultate einer Untersuchung über die Entwickelung der vorderen Extremität von Lacerta veröffentlicht. Ich fand hier als erste Anlage derselben gleichfalls die Bildung eines mesodermalen Längswulstes, über dem sich bald darauf das Ektoderm verdickt. Diese erste Anlage war auch auf einem grossen Teil der Strecke zwischen beiden Extremitäten entwickelt. Es ist das deshalb auffallend, weil später keine rudimentären Muskelknospen (Abortivknospen) wie bei Selachiern in diesem Gebiet zur Beobachtung kommen, während andererseits bei Squaliden wieder die weite Längsausdehnung des Mesodermwulstes fehlt, wie Rabl (92) angiebt. Da nun beim Stör das gleiche der Fall ist und sich auch keine Abortivknospen finden, so möchte ich vorsichtig sein und keine weiteren phylogenetischen Schlüsse aus dem Befund bei Lacerta ziehen. Der Beginn des Mesodermwulstes findet sich aber auch hier im Bereich des sechsten Urwirbels wie bei Selachiern. An diese Stelle ist phylogenetisch der Beginn der Extremitätenbildung zu verlegen. Was die Urwirbel betrifft, so fand ich die vordersten, wie bei Selachiern und Ganoiden in zwei Gruppen

gegliedert, von denen die vordere die ersten fünf Myotome nach dem Gehörbläschen umfasst[1]). Aus ihren Fortsätzen bildet sich der kranialste Abschnitt der Längsmuskulatur. Das Verhalten der ventralen Fortsätze ist nur insoferne von dem beim Stör verschieden, dass die peripheren Enden derselben, nachdem sie sich vereinigt haben, ihren Zusammenhang mit den Myotomen nicht aufgeben, sondern sich zu einem Muskelstrang vereinigen, der Ansatz am ersten Kiemenbogen gewinnt und zunächst einen M. occipito-mandibularis vorstellen würde. Durch Ansatz am Hyoidbogen trennt er sich jedoch in einen occipito-hyoideus (Cervico-hyoideus) und hyomandibularis (Geniohyoideus). Von diesem vordersten Abschnitt geht die sekundäre Bildung der Zungenmuskulatur (Hyoglossus und Genioglossus) aus.

Die zweite Gruppe der Urwirbel umfasste bei Selachiern und Ganoiden jene, welche Anteil an der Bildung der Flossenmuskulatur nehmen. Ihre Zahl ist verschieden, der erste jedoch immer der sechste. Das ist bei Lacerta nicht mehr der Fall. Es hat sich die Extremitätenanlage auf weiter kaudal gelegene Urwirbel verschoben, so dass der ventrale Fortsatz des 6. 7. und 8. Myotoms durch ihre Abtrennung und Längsvereinigung nur mehr jenen folgenden Abschnitt der ventralen Halsmuskulatur bilden, der das Hyoid mit dem Schultergürtel verbindet. Am Zungenbein vereinigen sich also zwei Muskelanlagen, die getrennt sich bilden, und in dieser Vereinigung liegt, glaube ich der Grund, dass die zugehörigen Nerven, Hypoglossus und die drei folgenden Spinalnerven sich ebenfalls verbinden. Die ventrale, zwischen Schultergürtel und erstem und zweitem Kiemenbogen gelegene Längsmuskulatur der Selachier und Ganoiden, lässt sich also nicht direkt mit der gleichgelegenen bei höheren Vertebraten vergleichen, da sie das Produkt einer verschieden grossen Anzahl von Myomeren ist

[1]) Siehe Anmerkung 1, pag. 34.

und das Hypoglossusgebiet als etwas Selbständiges angesehen wird. Bei den Amphibien scheinen die Verhältnisse in Übereinstimmung mit jenen bei Selachiern und Ganoiden zu sein, denn hier schliesst sich die Extremitätenanlage noch direkt dem Hypoglossusgebiet an. Die kaudale Verschiebung beginnt erst bei den Reptilien. Ich stimme hier mit Wiedersheim (88) vollkommen überein.

Von den ventralen Fortsätzen des 9. bis 13. Urwirbels erfolgt die Bildung der Extremitätenmuskulatur in der Weise, dass jeder Fortsatz in der Basis angekommen an seinem Ende sich etwas verdickt und hierauf eine gegen die Flossenlichtung gerichtete Knospe bildet. Diese Knospe verliert bald darauf ihren epithelialen Bau und löst sich auf. Das freigewordene myogene Zellmaterial tritt in die Flosse ein und sammelt sich an der dorsalen und ventralen Wand zu einer einheitlichen Schichte. Das letztere hat seinen Grund in der dichten Lage der einzelnen Urwirbelfortsätze und ihrer Knospen in der Extremitätenbasis, welche eine Vereinigung aller fünf metameren Zellhaufen herbeiführt, sobald dieselben aus der Auflösung der Knospen hervorgegangen sind. Die ventralen Myotomfortsätze, die während dieses Vorgangs gleichfalls ihre epitheliale Struktur verlieren, bleiben erhalten und bilden weiterhin ventrale Rumpfmuskulatur.

Obwohl ich mich nicht scheute, diesen Vorgang der Muskelbildung bei Lacerta mit dem bekannten bei Selachiern zu vergleichen, so ist doch ein grosser (wenn auch kein prinzipieller) Unterschied darin zu finden, dass bei Lacerta jeder Myotomfortsatz nur eine Knospe bildet, und dass der epitheliale Zusammenhalt der Knospen schon sehr frühzeitig gegenüber den Selachiern verschwindet. Im Stör haben wir jetzt ein Zwischenglied gefunden. Hier bildet auch jeder Myotomfortsatz bloss eine Knospe, und wenn auch von dieser eine dorsale und ventrale Knospe sekundär entstehen, so bleiben

dieselben doch zunächst mit dem ventralen Fortsatz des Urwirbels im Zusammenhang. Erst die epitheliale Lösung desselben und seiner Primärknospe, macht die beiden sekundären Knospen frei, während der Myotomfortsatz weiterhin ventrale Rumpfmuskulatur bildet. Denken wir uns diese Lösung des epithelialen Verbandes beim Stör etwas früher auftreten, als dies thatsächlich der Fall ist, also zu einer Zeit, wo die beiden Sekundärknospen aus dem verdickten Ende des Urwirbelfortsatzes gegen die dorsale und ventrale Flossenkante auszuwachsen beginnen, dann wird der Vorgang dem überraschend gleichen, den ich bei Lacerta beschrieben habe; denn an den gleichen Bahnen, welche hier die Sekundärknospen anzeigen, bewegt sich bei Lacerta das aus den Knospen freigewordene myogene Material. Was aber die kranio-kaudale Vereinigung aller entstandenen metameren Zellhaufen zu einer dorsalen und ventralen einheitlichen Muskelschichte betrifft, so hat dieselbe ihren Vorläufer in der basalen Verschmelzung aller Streck- und Beugeknospen, welche in der Entwickelung der Störbrustflosse eintritt und diese wieder leidet sich her von den basalen Queranastomosen benachbarter Knospen in der Selachierflosse. Der vereinigte Faktor, der in steigender Intensität sich in dieser Weise bemerkbar macht, ist die Konzentration. Es war natürlich, dass ich nochmals meine Präparate von Lacerta zum Vergleiche durchsah, als ich den Vorgang der Knospenbildung beim Stör kennen gelernt hatte. Ich kann nur sagen, dass ich an meiner gegebenen Darstellung nichts zu ändern brauche, dass ich aber jetzt noch etwas hinzufügen kann. Wie aus den beigegebenen Figuren 47 und 48 ersichtlich ist, wächst auch bei Lacerta der Urwirbelfortsatz während der Bildung seiner Knospe ventral weiter und ist wie beim Stör, Figuren 24 und 27, stets etwas unterhalb der Knospe in seiner Form deutlich erkennbar. Der 9. bis 13. Urwirbelfortsatz erhält also durch die Knospenbildung eine charakteristische Ausbuchtung in der Extremitäten-

basis, welche allen vorhergehenden und kaudal folgenden Myotomfortsätzen fehlt, Fig. 49. Es stehen also dieselben jedenfalls im Zusammenhang mit der Extremitätenbildung selbst. Wir beobachten nun weiter, dass die epitheliale Wand dieser Ausbuchtungen sich auflöst und Zellen in die Extremitätenanlage eintreten, welche durchaus histologisch verschiedenen Charakter von jenen haben, welche das Innere des Zapfens erfüllen. In diesem Gewebe tritt dann zur selben Zeit eine Anhäufung von Zellen, zunächst mehr im Centrum der Basis, dann an der dorsalen und ventralen Wand der Extremitätenanlage auf, welche genau dieselben Kennzeichen besitzen wie jene aus den Knospen ausgewanderten. Während dann die beiden Zellschichten an der dorsalen und ventralen Wand immer stärker werden, nehmen die Knospen an Grösse ab und verschwinden. Hierauf unterscheiden sich die betreffenden Urwirbelfortsätze nicht mehr von allen übrigen, zeigen überall gleiche Breite und bilden ventrale Rumpfmuskulatur.

Nach meiner Überzeugung muss der vorsichtigste Schluss aus diesen Beobachtungen dennoch lauten: Die erwähnten fünf ventralen Urwirbelfortsätze beteiligen sich in nicht geringem Masse an der Bildung der Extremitätenmuskulatur. Ein apodiktischer Schluss freilich, dass die ganze Extremitätenmuskulatur ausschliesslich auf diese Weise entsteht, kann für dieses Objekt deshalb nicht ausgesprochen werden, weil hier die epitheliale Lösung so frühzeitig erfolgt, dass es zu jenen epithelialen Entwickelungsformen der Knospen, wie sie aus der Selachier- und der Störflosse bekannt sind, nicht kommt und eine scharfe Abgrenzung der einzelnen Zellgebiete dadurch unmöglich wird. Es ist deshalb auch vollkommen Ansichtssache jedes Einzelnen, ob er aus dem übrigen Mesoderm des Extremitätenzapfens, unabhängig von den Myotomen, einen Zuschuss für die Muskulatur der Extremitäten annehmen will oder nicht. Prinzipiell ist ja, wie Harrison dies

näher ausführt, nichts dagegen einzuwenden. Wenn aber Corning (95) behauptet, dass die Myotomfortsätze bei Lacerta in keiner Weise sich an der Bildung der Extremitätenmuskulatur beteiligen, dann kann ich ihm durchaus nicht beistimmen und vertrete meine Ansicht auch Fischl (95) gegenüber, der sich gleichfalls auf die Seite Cornings stellt.

In gleicher Weise wie auf die Muskelanlage wirkt die Konzentration natürlich auch auf die Entstehung des Skelettes und auf den Nervenverlauf ein. Entsprechend den einheitlichen Muskelschichten muss eine einheitliche Skelettform zwischen ihnen entstehen und die Nerven müssen sich in der Basis zu dem engen Plexus vereinigen, den wir als Plexus brachialis für die höheren Wirbeltiere beschreiben. In dieser Beziehung ist die Ganoidenflosse noch zurück in der Konzentration, denn die drei letzten Nerven verlaufen noch in gleichmässigen Zwischenräumen selbständig durch die Flossenbasis, um sich medial des Basale in einen dorsalen und ventralen Ast zu spalten, Fig. 44 und 46. Denken wir uns aber auf der Textfigur 9B die Flossenbasis weiter verkürzt, so verkürzen wir damit auch das Basale und bringen die Strahlen und Nerven so dicht aneinander, dass eine einheitliche Skelettform und ein gleichförmiger Plexus aller Nerven die Folge sein muss. So denke ich mir die Extremität der höheren Wirbeltiere aus der Flosse einstens entstanden.

Die Gefässversorgung der Flosse zeigt bei Ganoiden eine neue Bildung, die den Selachiern fehlt, bei Reptilien sich aber wiederfindet. Ich glaube wenigstens, dass das von Hochstetter (92) beschriebenene radiale und ulnare Randgefäss sich mit dem kranialen und kaudalen der Störbrustflosse vergleichen lässt. Den Raum zwischen beiden Randgefässen füllt beim Stör, wie bei Lacerta das Skelett aus, wie das ein Vergleich der beiden Textfiguren 12A und C erkennen lässt und ich meine,

auch diese Beobachtung muss für die stärkere Konzentration der cheiropterygialen Extremität sprechen.

Die Entwickelungsgeschichte der Störbrustflosse wendet folglich nichts gegen die Annahme einer crossopterygalen Urform der pentadaktylen Extremität ein. Die Sturionenflosse in ihrer fertigen Form darf jedoch nicht direkt als Vorstufe aufgefasst werden und wir müssen uns daher nach Vertretern der alten Crossopterygier umsehen, ob nicht bei ihnen das Zwischenglied aufzufinden ist. Die Entwickelung der Polypterusbrustflosse ist leider unbekannt; die anatomischen Verhältnisse der ausgebildeten Flosse jedoch sind zum Teil genau beschrieben. Nach Pollard (91) versorgen fünf Spinalnerven die Flossenmuskulatur und nach seinen Abbildungen ist ihr Verlauf dem beim Stör sehr ähnlich. — Die dorsale und ventrale Muskelschichte zeigt wohl einen Zerfall in grössere Abteilungen, aber keine Zusammensetzung aus einzelnen Bündeln wie bei Selachiern. Ich glaube, deshalb ist die Annahme nicht zu gewagt, dass dementsprechend bei Polypterus die Bildung der Brustflosse von den fünf auf das Hypoglossusgebiet folgenden Myotomen erfolgt und dass die ventralen Fortsätze derselben je eine dorsale und ventrale Knospe bilden, welche bald nach ihrer Abtrennung zu einer einheitlichen Schicht wie beim Stör verschmelzen. Diese Vereinigung erlaubt einen Schluss auf die Intensität der Konzentration, welche zum mindesten ebenso gross wie beim Stör sein muss. Ich glaube jedoch, dass dieselbe bei Polypterus noch grösser sein wird und dass deshalb die fünf primitiven Radien ihrer ganzen Länge nach zu einer einheitlichen Platte vereinigt werden und vereinigt bleiben, während dieselben beim Stör nur zum Basale verschmelzen, peripher jedoch sich getrennt erhalten, obwahl auch hier schon eine in kranio-kaudaler Richtung fortschreitende Tendenz zur Verschmelzung erkennbar ist. An der Peripherie der so entstandenen Platte der Polypterusflosse erfolgt dann eine sekundäre Bildung weiterer Strahlen,

deren Zahl in keiner Beziehung zu der primären Fünfzahl der beteiligten Segmente steht. Betrachten wir also die Textfigur 12 B, so ist nach meiner Ansicht nur das grau

Fig. 12.



getonte Gebiet, dem primären Flossenskelett der Störbrustflosse, Textfigur 12 A homolog und durch stärkere Konzentration aus dieser Form entstanden. Die Polypterusbrustflosse steht dadurch der pentadaktylen Grundform schon näher

und ich meine, man könnte vielleicht die letztere durch weitere Konzentration von derselben ableiten, wie das die Textfigur 12 zu veranschaulichen sucht. Es ist dabei stets der zwischen dem ersten und letzten Extremitätennerven gelegene Skelettabschnitt als Basale aufzufassen, das als solches freilich in der einheitlichen Anlage nicht mehr erkennbar ist[1]).

Soll ich meine Ansicht über die Ableitung der pentadaktylen Extremität von der Flosse etwas eingehender darlegen, so kann ich nur sagen: Ich denke mir die cheiropterygiale Extremität aus einer eventuellen crossopterygialen Urform derart entstanden, dass durch stärkere Konzentration eine Verschmälerung der einheitlichen breiten Skelettplatte bei gleichzeitiger lateraler Vergrösserung derselben eintrat. Von dem freien Aussenrand erfolgte dann die sekundäre Neubildung der Finger, während der anschliessende Teil der Platte selbst gleichfalls eine neue Gliederung in kleinere Stücke (Karpus und Tarsus) erfuhr. So wäre nur ein vernünftiger Grund für die Längsspaltung des Mittelstückes in zwei Abschnitte, Radius und Ulna, zu suchen. Die nötigen Bewegungen der Extremität bei fixiertem (d. h. auf dem Boden gestützten) Endglied hätten wohl auch ohne solche Spaltung zustande kommen können. Sie mussten aber auf jenes Resultat hinwirken, wenn die Randpartien der Platte, wie das erklärlich ist, bei den pendelnden Bewegungen der Tieres abwechselnd stärker belastet wurden und infolge dessen sich stärker ausbildeten. Dieselben traten dadurch in Gegensatz zu der sie verhindernden Mittelzone, die in der Entwickelung zurückblieb und endlich den beiden Randstücken, so-

---

1) Ich hatte statt der Figur B zunächst die Abbildung Pollards eingesetzt, aber dann während der Korrektur dieselbe umgetauscht gegen die weit bessere von Klaatsch (96), obwohl ich aus dem Vergleich mit der Störflosse die Immervation der Polypterusflosse durch fünf Spinalnerven für wahrscheinlich halten möchte. An der Stelle der punktierten Linie müsste der fragliche Nerv in die Flosse eintreten.

bald sie die nötige Starrheit erlangt hatten, eine Bewegung zu einander gestattete. Diese Bedingung war natürlich nur bis zur nächsten central liegenden Knickungsstelle (Ellbogengelenk) gegeben, denn das folgende Stück der einheitlichen Platte, das schon mehr Stabform gewann, wurde ja als horizontal gestellter Träger mit dem Unterstützungspunkt am Ellbogengelenk verwendet und blieb daher einheitlich. — Diese sekundäre Gliederung der ursprünglich einheitlichen Skelettanlage ist also aus der veränderten Aufgabe der höheren Wirbeltierextremität gegenüber der Fischflosse entstanden und da diese Aufgabe stets die gleiche bleibt, so meine ich, liegt hierin auch der Grund für die grosse Konstanz derselben. Wie schon öfter wiederholt, steht dieselbe in keinem Zusammenhang mit der segmentalen Bildung der Extremität. Überhaupt ist an dem Skelett weder in der Entwickelung noch in der fertigen Form ein Anklang an seine metamere Entstehung mehr zu finden. Nur die Zahl der Nerven, welche die Extremität versorgen, bringt allein auch noch die metamere Wertigkeit der freien Extremität und ihrer Komponenten zum Ausdruck. Es ist aber durch die einmal erfolgte völlige Vereinigung aller dieser einzelnen Komponenten zu einer einheitlichen Form, für die letztere gleichgültig geworden, wie viele Segmente sich an ihrer Bildung beteiligen. Die centrale Variation, welche bei den Selachiern und auch beim Stör mit einer peripheren Hand in Hand geht, ist auch bei den höheren Wirbeltieren erhalten geblieben, aber ihren Einfluss auf die Form der freien Extremität hat sie durch die Konzentration verloren und die vorhandene periphere Variation ist vollkommen unabhängig und darf in keinen Zusammenhang mit der primitiven centralen gebracht werden.

Nachtrag.

In Bezug auf die vermutliche Entwickelung der Dipnoerflosse hat mich die Ontogenese der Störbrustflosse erkennen gelehrt, dass meine Ansicht von ihrer Entstehung (Mollier 93) nicht aufrecht erhalten werden darf. Es wird wohl auch hier ein grosser Teil der vorhandenen reichen Gliederung sekundär sein und die erste Anlage der Flosse von einer geringen Zahl von Segmenten ausgehen, während die Konzentration einen hohen Grad der Intensität erreicht haben wird.

Die Beckenflosse.

Die Entwickelung derselben will ich kurz beschreiben. Untersucht man ihre Anlage, bevor dieselbe äusserlich sichtbar wird, auf Querschnitten, so findet man im Bereiche des 28. bis 34. Urwirbels eine Wucherungszone der Somatopleura, deren Thätigkeit aber nur eine spärliche Zellanhäufung nach aussen bewirkt hat, die von einer etwas verdickten Ektoblastschichte bedeckt wird. Die Urwirbel reichen schon dicht bis an die mesodermale Zelleiste herab und dieselben sind an ihrem Ende scharf kranialwärts geknickt, wie das die Figur 50 und Textfigur 13 wiedergiebt.

Hier geht von dem 26. bis 34. Urwirbel je eine epitheliale Knospe ab, deren Verlaufsrichtung und gegenseitige Lage aus der obigen Textfigur zu ersehen ist, während die Fig. 50 ihren epithelialen Bau nach einem Schnitt bei starker Vergrösserung wiedergiebt. Auf dem Querschnitt, Fig. 51 sind die Knospen deutlich hohl und treten eben vom Rücken her an die mesodermale Leiste (mw) heran. Es ist bei dem Verlauf der Knospen verständlich, dass ein Querschnitt dieselben, wenn er sie voll

trifft, stets als abgetrennt von dem darüber liegenden Urwirbel erscheinen lässt, da dieser der nächstfolgenden Knospe angehört. Es ist deshalb auf Querschnitten auch fast unmöglich, bei der vorhandenen Doppelknickung über die Lage und Zusammengehörigkeit der einzelnen Knospen und Urwirbel ins Klare zu kommen. Auffallend ist bei dieser ersten Anlage die geringe Ausbildung der mesodermalen Leiste trotz der vorhandenen Knospen. Auffallend ist es auch, dass sich die mesodermale

Fig. 13.



Leiste und die Ektodermverdickung bloss über sieben Urwirbel ausdehnt und folglich die kranialsten beiden Knospen noch in gar keiner Beziehung zur Flossenanlage stehen. — Während das Mesoderm der Flosse allmählich das verdickte Ektoderm abdrängt, nehmen die Knospen an Grösse zu und erreichen die Flossenbasis, wie das die Figur 52 illustriert. Bald darauf schnüren sich dieselben von den Urwirbeln ab und nehmen eine Lage in der Flossenbasis ein, welche aus der Figur 53 zu ersehen ist. Die Flosse besitzt auch in diesem Stadium noch eine sehr geringe laterale Ausdehnung und von dieser fällt ein

grosser Teil der breiten ektodermalen Falte zu (ec). Das mesodermale Zellmaterial der Flossenlichtung ist auch jetzt noch spärlich. Querschnitte durch die Flosse eines etwas älteren Embryo geben das Bild der Figur 54. Wir erkennen in den mit dkn und vkn bezeichneten Zellsträngen, die an den beiden Flossenwänden liegen, eine dorsale und ventrale Sekundärknospe, welche aus der früheren primären hervorgegangen sein müssen, da diese selbst bis auf den mit prkn bezeichneten Rest verschwunden ist. Die neun Streck- und Beugeknospen, welche auf diese Weise entstanden sind, wachsen dann wie immer längs der Flossenwand zu längeren Strängen aus, die sehr bald an

Fig 14.

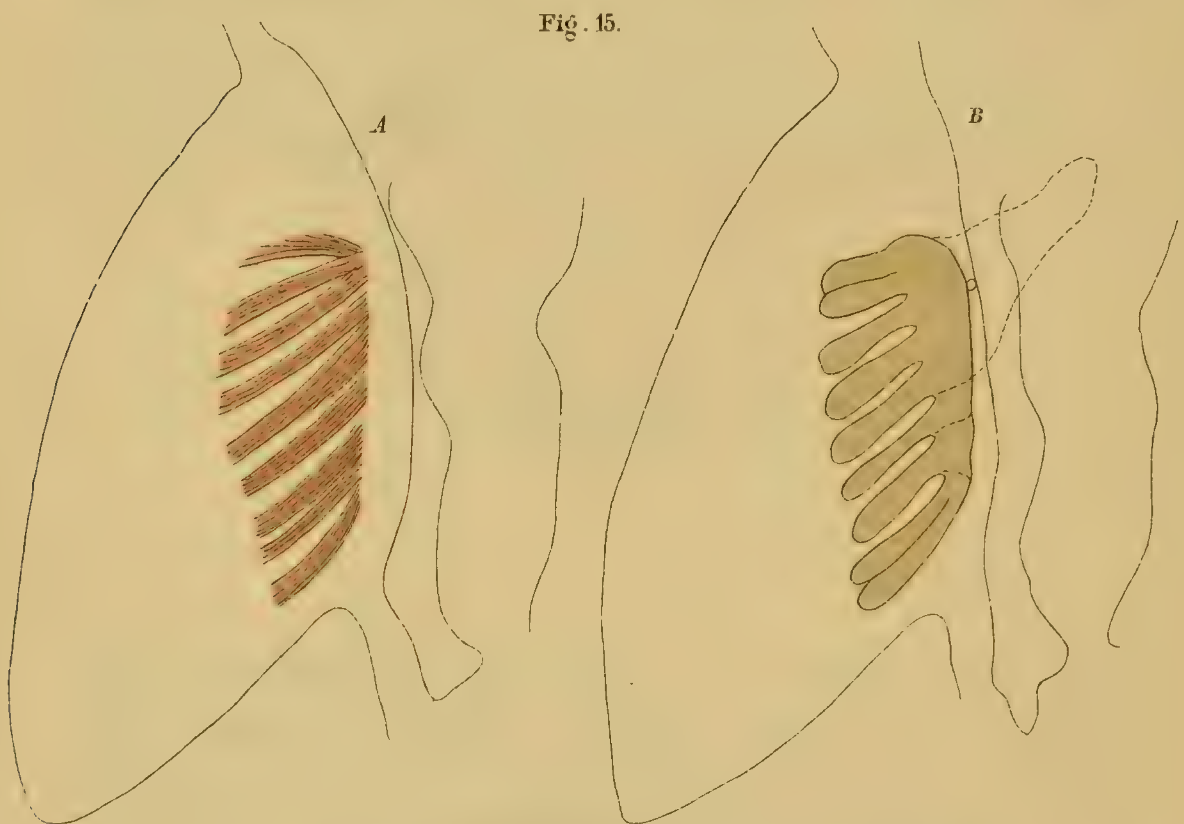


ihrem centralen Ende sich in Muskelgewebe umwandeln und dabei sich hier zu einer einheitlichen Schicht vereinigen. Auf Horizontalschnitten ergiebt sich dann das Bild der Textfigur 14, das ohne weitere Erklärung verständlich ist.

Die einzelnen Knospen bleiben jedoch auch nach ihrer völligen Umwandlung zu Muskel peripher als einzelne Bündel erkennbar, die sich aus einer einheitlichen basalen Schichte isolieren, Textfigur 15 A. Dementsprechend erscheint auch das Skelett als ein in der Flossenbasis liegender Vorknorpelstreif, von dem aus neun Strahlen zwischen die einzelnen Bündel der beiden Muskelfächer ausgehen, Textfigur 15 B. Aber das primäre Basale zeigt ein sehr eigentümliches Verhalten. Bei mässiger Vergrösserung erscheint dasselbe auf einem horizontalen Längsschnitt mit Aus-

nahme des kranialsten Abschnittes aus einzelnen, den Strahlen entsprechenden Stücken zusammengesetzt. Untersucht man mit starker Vergrösserung, so ergiebt sich, dass die einzelnen freien Strahlen als dichtere, daher dunklere Gewebssäulen auch in das Basale hinein fast bis an den Rand desselben zu verfolgen sind und die Zusammensetzung derselben aus einzelnen getrennten Stücken dadurch vorgetäuscht wird, denn das Basale ist zwischen

Fig. 15.



den einzelnen Strahlen deutlich vorhanden und das Vorknorpelgewebe hier an den Vereinigungsstellen nur etwas weniger kompakt. Die Abbildung 55 giebt so getreu als möglich den Schnitt wieder und ich glaube, sie ist der lang gesuchte Beweis von der Entstehung des primären Basale aus der Verschmelzung basaler Strahlenden. — An dieser Annahme kann auch die Beobachtung nichts ändern, dass die eigentliche Ursache dieser Erscheinung wahrscheinlich in dem allgemeinen Reduktionszustand der Flosse zu suchen ist, welcher sich in diesem Stadium

auch in Bezug der Dimensionen der Strahlen bemerkbar macht. Ich erwähne in diesem Sinne die folgende geringe Ausbildung der ventralen Gürtelspange und erinnere an die dünnen Muskelbündel, die aus den wohlentwickelten Primärknospen hervorgehen. Das sind alles Merkmale, die auf eine Funktionsbeschränkung der Bauchflosse hinweisen. — Die Konzentration vermag daher auch nur die Strahlen in der Flossenbasis gerade so nahe an einander zu bringen, dass dieselben im Vorknorpel-

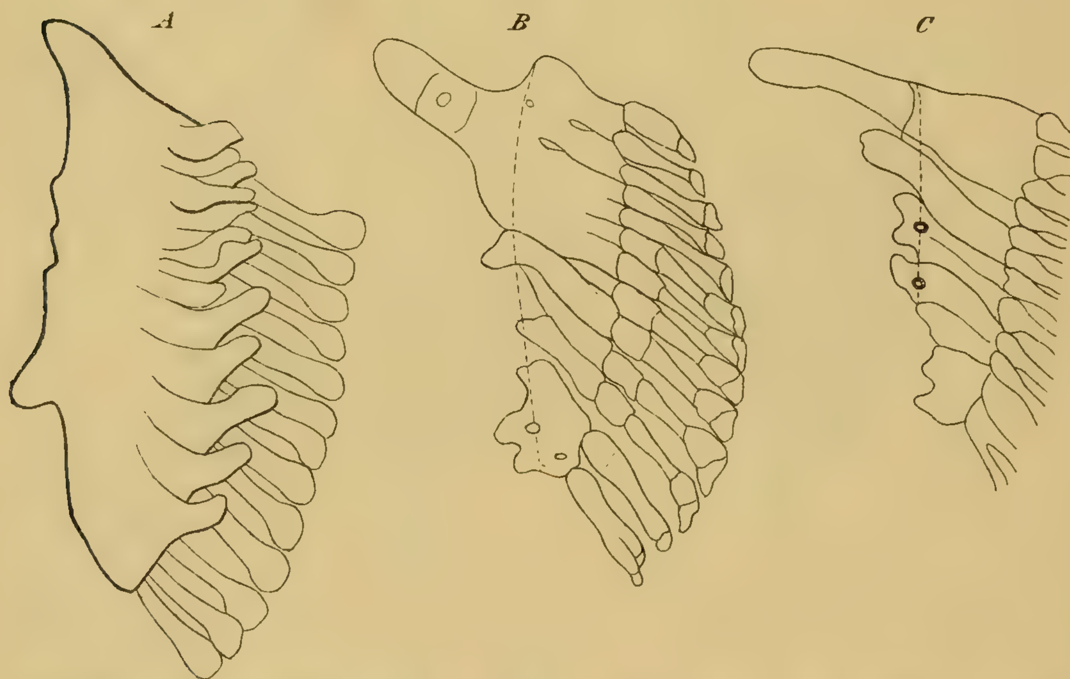
Fig 16.



stadium, in welchem sie noch keine scharfe Umgrenzung besitzen, untereinander zu dem primären Basale sich vereinigen. Wenn nun weiterhin die Strahlen im Knorpelstadium sich scharf begrenzen und dadurch ihr Zusammenhalt noch lockerer wird, so kann es leicht zu einer Rückkehr zur primitiven Form mit einzelnen getrennten Strahlen kommen. Diese sekundäre Trennung wird namentlich leicht an dem kaudalen Abschnitt des Basale eintreten, weil hier die Vereinigung eine weniger innige ist. Ich glaube, die hier abgebildeten Flossenskelettformen von

A. sturio und ruthenus nach den Originalen von v. Rautenfeld und v. Davidoff, Textfigur 16, sind auf diese Weise entstanden zu denken und aus einem Vergleich derselben geht hervor, dass diese sekundäre Lösung nicht immer gleichmässig erfolgt; nicht nur bei einzelnen Exemplaren, sondern auch links und rechts bei demselben Fische sind oft verschiedene Skelettformen zu beobachten. Namentlich die beiden gezeichneten Flossenskelette von A. ruthenus sprechen für diese Auf-

Fig. 17.



fassung. Die Flosse der Fig. A besitzt noch ein Basale, das vollkommen jenem ersten primären Basale meiner Textfigur 15B gleicht. Die Strahlen sind wohl im Basale erkennbar, aber ihre sekundäre Lösung ist nicht vollständig erfolgt, wie in dem zweiten Fall der Fig. B. Ein gleiches gilt bei Betrachtung der beiden abgebildeten Flossen vom Stör. Bei Polyodon kommt es mitunter überhaupt zu keiner sekundären Lösung der Strahlen, wie die Textfigur 17 A zeigt; in anderen Fällen wieder tritt dieselbe mehr oder weniger stark ein, wie das die Fig. 17 B und C illustriert. Die Abbildungen sind nach Wiedars-

heim und v. Rautenfeld wiedergegeben. Ich habe diese Ansicht von einer sekundären Trennung der Strahlen schon einmal vor drei Jahren auf Grund meiner Auffassung der Konzentration ausgesprochen und ich sehe mich nun in der Lage, eine Bestätigung derselben in der Entwickelung gefunden zu haben. Aber die vorsichtige Deutung der ontogenetischen Befunde ergiebt auch, dass diese Formen durchaus keine primitiven, sondern vielmehr reduzierte sind. Eine Anschauung, die Gegenbaur (95) aus vergleichend anatomischen Gründen gleichfalls vertritt. — Von der weiteren Entwickelung der Beckenflosse bis zur fertigen Form, kann ich nicht mehr viel sagen. Es fehlten mir die folgenden Stadien, um die Vorgänge Schritt für Schritt zu verfolgen. Bei der Querschnittserie durch den ältesten Embryo finde ich von dem primären Basale die rudimentäre ventrale Gürtelspange ausgehen, bevor noch die sekundäre Lösung der Strahlen erfolgt ist, Fig. 56 und Textfigur 15 B punktierte Linie. Die ursprüngliche Grenze zwischen primärem Basale und basalem Gürtelstück ist aber auch an der ausgebildeten Flosse leicht nachweisbar durch die in der Einoder Mehrzahl vorhandenen Nervenlöcher[1]). — Die beobachtete starke Konzentration der Beckenflosse des Störs, weist aber andrerseits darauf hin, dass bei jenen Vorfahren der Ganoiden, welche die Beckenflosse in höherer Ausbildung besassen, eine gleiche Entwickelungstendenz beider Flossen vorhanden war und aus solchen Formen müssen die Extremitäten der Uramphibien entstanden sein. Die Beckenflosse von Polypterus aber ist, wie das Gegenbaur gegen Wiedersheim hervorgehoben hat, eine durchaus reduzierte Form und nur ihre Genese könnte uns wichtige Aufschlüsse, vor allem über die Konzentration und das Verhältnis der zahlreichen Flossennerven zum einheitlichen

[1]) Die Nerven selbst vermochte ich trotz vielfacher Bemühung wegen ihrer ausserordentlichen Feinheit nicht bis in die Flosse zu verfolgen.

Skelett, bringen. Es ist deshalb zunächst bei jenen alten Crossopterygiern nach einer Übergangsform zu suchen, bei denen, wie auch bei den Dipnoern, ein übereinstimmender Bau beider Extremitäten bemerkbar wird. — Baur (96) meint nun, dass die pentadaktyle Extremität aus einer Flosse sich entwickelt habe, in welcher zunächst eine Reduktion sämtlicher Strahlen erfolgt sei und nur die centrale Achse sich erhalten habe, aus welcher dann an ihrem peripheren Ende die Endglieder der höheren Wirbeltierextremität durch Sprossung hervorgegangen seien. — Wenn wir die zahlreichen Strahlen der Ceratodusflosse als Produkte einer sekundären Gliederung auffassen, ebenso wie die Strahlen der Polypterusbrustflosse, so wäre gegen diese Auffassung nichts einzuwenden, insofern wir für die Entstehung der Achse die Vereinigung mehrerer primärer Radien durch die Konzentration annehmen. Noch lässt sich aber die Grenze zwischen dem centralen, primären Abschnitt der Achse und dem peripheren, sekundären nicht sicher angeben und wir müssen deshalb zunächst auf die Darstellung der Ontogenie der Ceratodusextremität warten.

Litteratur.

v. Rautenfeld, Salensky und Wiedersheim sind die wenigen Autoren, welche ihre Beobachtungen über die Entwickelung der paarigen Flossen der Ganoiden veröffentlicht haben. v. Rautenfeld untersuchte an Embryonen von Accipenser ruthenus die Bildung des Skelettes der Beckenflosse und fand als erste Anlage desselben eine Anzahl diskreter Knorpelstäbe, von welchen bei jüngeren Embryonen sieben, bei älteren acht derselben vorhanden waren. Mit fortschreitendem Wachstum der Flosse verschmelzen die ersten Strahlen an ihren proximalen Enden zu der Basalplatte und durch quere Gliederung treten dieselbe und die basalen Enden der übrigen Knorpelstäbe (bisher Basalsegmente genannt) in einen gewissen Gegensatz zu den peripheren Abschnitten der Knorpelstäbe, welche bisher als Radien bezeichnet wurden. Da hierin aber kein prinzipieller Unterschied liegt, so ist der Begriff der Radien weiter zu fassen und auf die ganzen Knorpelstäbe auszudehnen.

Die Ursache dieser abweichenden Darstellung ist leicht verständlich und liegt darin, dass v. Rautenfeld zu alte Stadien untersuchte, bei denen das Skelett schon knorpelig geworden und daher die sekundäre Lösung der Strahlen bereits erfolgt war. Die mangelhafte Technik der damaligen Zeit verhinderte ferner die richtige Erkenntnis von der Existenz eines Basale im Vorknorpelstadium. Trotzdem gelangte der Autor zu dem

richtigen Schluss, dass das gesamte Skelett der Beckenflosse sich aus einer Reihe von Strahlen aufbaue, welche durch Verschmelzung und sekundäre Quergliederung die fertige Form erzeugen. Wie bekannt, hatte Gegenbaur die Ansicht ausgesprochen, dass das Basale metapterygii als ein primär ungegliederter Skeletteil das Wesentliche eines jeden Flossenskelettes ist, während das Basale pro- und mesopterygii aus der Verschmelzung von Strahlen hervorgegangen ist. v. Rautenfeld, ein Anhänger der Archipterygiumtheorie, verglich deshalb logischerweise das Gesamtskelett der Ganoidenbeckenflosse mit dem Propterygium der Selachier und ebenso konsequent leugnete er deshalb bei Ganoiden die Existenz eines eigentlichen Beckens. Die hintere Gliedmasse der Ganoiden war demzufolge als eine reduzierte Form aufzufassen, welcher die Stammreihe, mediale Radien und ein Beckengürtel fehlt. Daher benutzten nach der Ansicht v. Rautenfelds, Thacher und Mivart ein Material, das für die Entscheidung der Frage nach der Urform des Gliedmassenskelettes nicht massgebend sein konnte.

Die Ontogenie der Störbeckenflosse bestätigt nun auffallenderweise den letzten Schluss v. Rautenfelds, weil ja die von Thacher geglaubte primitive Form des Skelettes mit einzelnen getrennten Strahlen sich als etwas Sekundäres herausstellt. Davon freilich konnte v. Rautfeld nichts ahnen und seine Deduktionen sind jetzt nicht mehr aufrecht zu erhalten, so folgerichtig sie auch waren. Sie gingen eben von einer Voraussetzung aus, die in der Gegenbaurschen Auffassung des Basale metapterygii wurzelt, und die durch die Ontogenie der paarigen Flossen keine Bestätigung gefunden hat.

Der zweite Autor Salensky beschreibt die Entwickelung der Brustflosse des Sterlets.

Die Abhandlung ist in russischer Sprache erschienen und ich kann deshalb nur die von Wiedersheim wiedergegebenen Schlusssätze des Verfassers hier anführen; dieselben lauten:

„Aus dem Vorstehenden ist ersichtlich, 1. dass die vorderen Extremitäten viel früher als der Schultergürtel zum Vorschein kommen, unabhängig von ihm sich bilden und erst später mit ihm artikulieren; 2. dass das Skelett der vorderen Extremitäten aus einem basalen Teile besteht, welches in der Basis der Flossenanlage gebildet wird, d. h. aus dem Metapterygium, den vier Strahlen und einem Abschnitt, welcher später die Anzahl der Strahlen vermehrt; 3. dass die zuerst gebildeten Strahlen in ihrer Lagerung zum Metapterygium den Typus des einreihigen Archipterygiums zeigen, und dass sie erst später mit dem Schultergürtel artikulieren und 4. endlich, dass diejenigen Strahlen, welche unmittelbar mit dem Metapterygium sich verbinden, später entstehen und deshalb als sekundäre Strahlen bezeichnet werden müssen“. — Diese merkwürdige Angabe Salenskys, dass die primären vier Strahlen zunächst mit dem Basale metapterygii spitzwinkelig sich verbinden und dann erst durch Umlagerung sich mit dem Schultergürtel verbinden, ist wohl durch eine irrige Vorstellung der ursprünglich einheitlichen Skelettanlage und ihrer sekundären Gliederung zu erklären, während die Neubildung von sekundären Strahlen am Metapterygium seine Richtigkeit hat, jedoch nichts anderes ist, als eine frühzeitige Spaltung des letzten Strahles.

Eine ausführlichere Darstellung der Entwickelung beider paarigen Flossen des Störs finden sich in der grossen Abhandlung Wiedersheims „Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere“. Die Schlüsse, die der Autor aus seinen Beobachtungen gezogen hat, sind bekannt und gipfeln in der Annahme, dass die Bauchflosse der Knorpelganoiden genetisch auf einer niedrigen Entwickelungsstufe steht, als diejenige der Selachier und dass an derselben die phylogenetisch erste Anlage des Wirbeltierbeckens in ihrer allerprimitivsten Form in Erscheinung tritt. Wiedersheim fand mit dieser Hypothese nicht viele Anhänger. Die Entwickelung der Selachierflosse hatte auch in mir schwere Bedenken

gegen diese Ansicht erweckt und ich sprach sie unumwunden aus und Emery (94) gab mir in dieser Hinsicht recht. Hierauf erklärte sich Gegenbaur aus vergleichend anatomischen Gründen gleichfalls energisch dagegen und wies auf die allgemeine Reduktion der Bauchflosse der Ganoiden hin, welche so weit geht, dass der nächste Verwandte von Polypterus, Kalamoichthys dieselbe sogar völlig verliert. Wie erwähnt, basiert Wiedersheim seine Schlüsse nicht zum geringsten Teil auf seinen entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen. Die erste Anlage der Brustflosse findet er bei einem Embryo von 8 mm Länge, in der Erhebung einer paarigen, scharfrandigen Hautfalte, in deren Bereich sich die Epidermis verdickt. In einem jüngeren Embryo ist die Vorniere von der äusseren Haut durch ein von den Myotomen ausgehendes schmales Blastem getrennt. Dasselbe zieht sich also in die Rumpfwand hinein und zeigt sich an der Stelle, wo die dorsale, fast ganz horizontal verlaufende Rumpfwand allmählich seitlich herunterbiegt, in stärkerer Ansammlung. Hier tritt zwei Tage später dann die erwähnte erste Anlage der Brustflosse auf, welche niemals über ihre spätere hintere Grenze hinaus sich ausdehnt oder gar mit der Bauchflossen-Anlage in Verbindung tritt. Das stimmt mit meinen Befunden gut überein und ich vermochte noch die Angabe hinzuzufügen, auf welche Strecke der seitlichen Rumpfwand sich die Anlage der Brustflosse beschränkt und wie dieselbe hier zunächst in Erscheinung tritt. Wiedersheim giebt weiter an, dass in dem lockeren Mesoblastgewebe, welches das Innere der Brustflosse in diesem Stadium einnimmt, noch nirgends differenzierte Muskelsubstanz existiert. Das ist gleichfalls richtig. Er fährt fort: „und von einwuchernden, den Myotomen der Stammzone entsprechenden Muskelknospen in der Weise, wie sie bei Selachiern zur Beobachtung kommen, ist bei der Störbrustflosse weder in diesem noch in irgend einem späteren Entwickelungsstadium

die Rede.“ Diese Beobachtung ist so vollkommen verschieden von der meinigen, dass ich mir nicht denken kann, wie Wiedersheim zu dieser Angabe kommen konnte, da er zum Teil die gleichen Serien untersuchte, die wir beide der Güte Herrn Geheimrats v. Kupffer verdanken. So viel ich es nun zu beurteilen vermag, ist der von Wiedersheim in Figur 85 seines Atlas abgebildete Schnitt der gleichen Serie entnommen, wie meine Figur 19 u. 21. Wiedersheim leitet die Flossenmuskulatur wohl von der Rumpfmuskulatur ab, jedoch in anderer Weise. „Es liegt in einem etwas älteren Stadium eine scharf umschriebene Gewebsplatte nahe dem Cölomepithel, welche sich über eine grosse Strecke des Rumpfes, d. h. auch noch weit kaudalwärts von der eigentlichen Brustflossenanlage erstreckt. Dieselbe besteht zum grossen Teil aus quergestellten, länglichen Zellen, ist an ihrem ventralen Ende etwas aufgetrieben und nach hinten zu an verschiedenen Stellen unterbrochen. Ihr dorsales Ende steht mit dem lateralen Ende des Myotom-Sockels in lockerer Verbindung und letztere wird weiter kaudalwärts eine immer innigere. Vierzig bis fünfzig Schnitte nach rückwärts von der Flosse rückt jene Gewebsplatte dorsalwärts sehr weit empor und fliesst mit dem ventralen Myotomende schliesslich zu einer Masse zusammen“.

Wiedersheim sagt selbst, dass diese Gewebsplatte also die noch auf indifferenter Stufe stehende ventrale Rumpfmuskulatur darstellt und was die Extremität anbelangt, die früher schon erwähnte dunkle Randzone, sowie die mehr rumpfwärts liegenden Zellballen als Vorläufer von Muskeln zu deuten sind. Es handelt sich also um jenen Vorgang der ventralen Verlängerung der kaudal der Flosse gelegenen Myotome zur Bildung der ventralen Rumpfmuskulatur. Wiedersheim macht aber keinen Unterschied zwischen jenen, welche der Extremität angehören und den kaudal folgenden. Seine beiden Oberflächenbilder sind daher auch nicht ganz naturgetreu, denn unter der

Flossenbasis sind in diesem Stadium keine Myotomfortsätze sichtbar, wie das ein Vergleich der Figur 94 und 95 aus dem Wiedersheimschen Atlas mit meiner Figur 17 und 31 ergeben wird. Jene „Zellballen" sind aber nichts anderes, als die abgetrennten und an ihrer Basis in Muskelgewebe umgewandelten Sekundärknospen und die vom Autor citierten mechanischen Ursachen (Vorniere und Dotter), welche die typische Ausbildung von Muskelknospen verhindern, kommen daher ausser Frage. Über die weitere Entwickelung der Flossenmuskulatur finde ich nur noch folgende Angabe im Anschluss an eine Bemerkung über die in der Flossenbasis entstehende Rumpfmuskulatur: „Zugleich wachsen auch Muskelmassen und Nervenstränge durch das in der Flossenbasis befindliche Blastem hindurch und auch in den Randzonen der Flosse selbst taucht Muskelgewebe auf. Kurz, es ist jetzt die histologische Differenzierung in jenen auf Figur 86 mit Z B bezeichneten und dort noch indifferenten Gewebemassen in vollem Gange und man versteht, wie jene durch eingelagerte Muskelteile am ausgebildeten Schultergürtel verursachte Skulptur ganz allmählich zustande kommt, d. h. wie die betreffenden Stellen in der skeletogenen Grundlage gleichsam ausgespart werden." Ich glaube diese kurze Darstellung reicht nicht aus, um eine klare Vorstellung von der Entwickelung und der endlichen Form der Flossenmuskulatur zu geben. Auch der Nervenverlauf zur und in der Flosse bleibt fast unberücksichtigt, da ich ausser dieser nur noch die Angabe finde, dass die vordersten Flossennerven in Kanäle des Skelettes eingeschlossen werden. Das Hauptgewicht hat Wiedersheim, wie das ja auch schon der Titel des Werkes sagt, auf das Studium des Skelettes gelegt. Die Entwickelung desselben in der Brustflosse des Störs konnte er folgendermassen feststellen: Zunächst bildet sich eine durch die ganze Flossenlichtung sich erstreckende Vorknorpelplatte. Hierauf verknorpelt zunächst der proximale (basale) Abschnitt derselben und der zunächst liegende Teil des

Schulterbogens; beide susammen bilden eine gänzlich ungegliederte hyalin knorpelige Masse. Bald darauf wächst der Korakoid- und Skapularfortsatz stark aus und es besteht dann der ganze Skelettkomplex aus einem knorpeligen Dreistrahl, dessen Endglieder aus der Pars coracoidea scapularis und dem Basalstück bestehen. Daran schliessen sich peripherwärts drei kleinere Knorpelstrahlen, die in direktem Anschluss an das Basalstück in der anfangs einheitlichen Vorknorpelplatte entstanden sind". Es handelt sich also, was Wiedersheim ausdrücklich hervorhebt, bezüglich dieser Knorpelstrahlen nicht um eine sekundäre Abschnürung von der Basalplatte, sondern, wie dies schon bei dem vorhergehenden Stadium geschildert und abgebildet wurde, um eine selbständige Entstehung diskreter Knorpelcentren in dem zuvor einheitlichen Vorknorpelblastem. Dies gilt genau ebenso für den innerhalb der nächsten 48 Stunden auftretenden, in der Achsenverlängerung des Basale liegenden, peripheren Knorpelstrahl. In einem älteren Stadium ist die Zahl der Knorpelstrahlen auf 5 gestiegen, während aber alle proximalwärts scharf differenziert und hyalin knorpelig sind, fliessen sie auch in diesem Stadium noch mit ihren peripheren Enden in eine vorknorpelige Masse zusammen. Dies gilt namentlich für die beiden am tiefsten ventral- und medianwärts liegenden Strahlen, welche sich schliesslich zu einer sehr langen und dünnen Platte vereinigen. In den nächsten zehn Tagen macht der Schultergürtel nur insofern noch weitere Fortschritte, als der Knorpel sich immer mehr solidifiziert, d. h. an Intercellularsubstanz gewinnt, und das Vorknorpelgewebe auf das äusserste Ende der nun sehr gut differenzierten fünf Knorpelstrahlen beschränkt ist.

Wer diese Darstellung der Skelettentwickelung mit der meinigen vergleicht, wird wohl sagen, dass in den wesentlichen Punkten beide sich unvereinbar gegenüberstehen und es müssen daher weitere Untersuchungen hierüber entscheiden. Ich habe aber schon in meiner ersten Arbeit (93) die Vermutung aus-

gesprochen, ob es sich nach der Darstellung Wiedersheims nicht auch beim Stör wie bei Selachiern um ein Auswachsen von getrennten Strahlen von dem vorknorpeligen Basale aus handeln könnte. Diese Vermutung scheint sich durch meine Beobachtungen zu bestätigen und ich habe daher einen Vergleich des Brustflossenskeletts von Selachier und Ganoiden durchgeführt. Überhaupt beruht der Hauptunterschied unserer Darstellung darin, dass Wiedersheim an die Genese der nach seiner Meinung sekundär veränderten Ganoidenbrustflosse keinen weiteren Gedanken knüpft, da ihn nur die Beckenflosse als allerprimitivste Form interressiert, und er von dieser eine Ableitung der höher differenzierten und nicht wie die Beckenflosse, reduzierten Brustflosse wichtige Aufschlüsse für die Entstehung der pendadaktilen Extremität fand. Die Zukunft muss entscheiden, wer hierin recht hat, oder ob wir beide uns irrten. Von etwas bin ich freilich fest überzeugt, dass nämlich in so einfacher Weise, wie Wiederheim die Ableitung der Gliedmassen terrestrischer Wirbeltiere von der Fischflosse auf Textfigur 39 darstellt, dieses schwierige Problem nicht seine Lösung finden wird. — In betreff der Genese der Bauchflosse decken sich unsere Beobachtungen auch nicht völlig. Wiedersheim giebt zwar gleichfalls an, dass die Myotome echte Muskelknospen liefern, die sich immer tiefer in das Basalstück der Flosse hineinziehen und dann rasch differenzieren. Die Zahl derselben beträgt sieben bis acht. Ich kann nun aber bei Betrachtung der beiden Abbildungen A und B der Textfigur 12 von Wiedersheim den Zweifel nicht unterdrücken, ob die hier mit M K bezeichneten Muskelknospen bis auf jene untere der rechten Seite der Figur A, nicht die ventralen Enden zweier Myotome auf dem Durchschnitt sind, welche durch ihre doppelte Knickung auf die dargestellte Weise in den Schnitt fallen. In dem Stadium der Figur B ist von epithelialen Knospen wohl kaum mehr etwas zu sehen, und ich weiss nicht, wie die auffallende Asymmetrie zu erklären wäre, welche die Figur B da-

durch zum Ausdruck bringt, dass linkerseits schon differenziertes Muskelgewebe an der dorsalen und ventralen Flossenwand sich findet, rechts dagegen noch eine epitheliale Knospe vorhanden ist. Die erste Anlage des Skelettes findet der Autor als eine Reihe von sieben serial liegenden Stäbchen (Radien), welche in der freien Flosse bereits aus Hyalinknorpel bestehen. Von diesen fliessen hierauf die vordersten proximal zu dem mit Basale bezeichneten Stück zusammen. Es ist das jener Befund auf dem Wiedersheim eigentlich seine ganze Theorie gründet. Aber ich vermag diese Beobachtung nicht zu bestätigen. Wiedersheim hat, wie ich glaube, zu alte Stadien untersucht und hier die hyalinknorpeligen Radien in der That völlig, aber sekundär, getrennt aufgefunden und dadurch liess er sich vielleicht verleiten, das Gleiche auch für die kranialsten Strahlen anzunehmen, welche freilich niemals eine sekundäre Lösung beim Stör erfahren, während ja die primäre Anlage aller Strahlen in Verbindung mit dem vorknorpeligen Basale erfolgt.

Litteratur-Verzeichnis.

49. Stannius, Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock.
78. Salensky, Entwickelung des Sterlets (Accipenser ruthenus). Verhandl. d. naturforsch. Gesellsch. zu Kasan.
80. Boas, Über Herz und Arterienbogen bei Ceradotus und Protopterus. Morpholog. Jahrbuch, Bd. VI.
81. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie.
82. v. Rautenfeld, Morphologische Untersuchungen über das Skelett der hinteren Gliedmassen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Diss. Dorpat.
84. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers VI. Mitteil. der zool. Station zu Neapel, Bd. V.
86. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena.
87. Emery, Über die Beziehung des Cheiropterygiums zum Ichthyopterygium. Zoolog. Anz. X. Jahrgang.
89. van Bemmelen, Über die Herkunft des Extremitäten- und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. Anat. Anzeiger, IV. Jahrgang, Nr. 8.
91. Maurer, Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier Morphol. Jahrbuch, Bd. XVIII
92. Boyer, The mesoderm in Teleost's. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ. Vol. XXIII.
— Cope, On the Phylogeny of the Vertebrata. Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. XXX.
— Hochstetter, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XIX.
— Kingsley, The Head of an Embryo Amphiuma. Amer. Nat.
— Pollard, On the Anatomy and Phylogenetic Position of Polypterus. Anat. Anz. VI. Zoolog. Jahrb. Morpholog. Abt. 1893.
— Rabl, Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morphol. Jahrb. Bd. XIX.
— Wiedersheim, Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere. Jena.
93. Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte.

94. Corning, Über die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morph. Jahrbuch, Bd. XXII.
— Emery, Studi sulla morfologia dei membri degli anfibi e sulla filogenia del chiropterigio. Ric. fatte nel Lab. di Anat. norm. della R. Univ. di Roma, Vol. V.
— Gegenbaur, Das Flossenskelett der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XXII.
— Mollier, Über die Entwickelung der fünfzehigen Extremität. Sitzungsbericht d. Gesellsch. für Morph. u. Physiolog. München.
95. Corning, Über die Entwickelung der Zungenmuskulatur bei Reptilien. Verh. d. Anat. Ges. auf d. IX. Vers. zu Basel.
— Fischl, Zur Entwickelung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugetiere. Morph. Jahrbuch, Bd. XXIII.
— Harrison, Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLVI.
— Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte.
— Sewertzoff, Die Entwickelung der Occipitalregion der niederen Vertebraten. Moskau.
96. Baur, The Stegocephali. Anat. Anz., Bd. XI, Nr. 22.
— Dollo, Sur la Phylogénie des Dipneustes. Bull. Soc. Belge de Geol. Paléont. Hydrol., Tome IX.
— Klaatsch, Die Brustflosse der Crossopterygier. Festschrift f. C. Gegenbaur. Leipzig. Engelmann.

Erklärung der Abkürzungen auf Tafel IX.

b = Basale.
bf = Brustflosse.
bg = basales Gürtelstück.
bgf = basales Gefäss.
cgf = kaudales Randgefäss.
crgf = kraniales Randgefäss.
dg = dorsales Gürtelstück.
dgf = dorsales Gefäss.
dkn = dorsale Sekundärknospe.
dm = dorsale Muskelschichte.
dmb = dorsales Muskelbündel.
dn = dorsaler Nervenast.
ec = Ektoderm.
ecv = ektodermale Verdickung.
ef = ektodermale Falte.
mba = M. basi arcualis.
mchy = M. coraco hyoideus.
mw = Mesodermwulst.

n = ventraler Spinalnervenast für die Flosse.
nc = Nervenkanal.
pb = primäres Basale.
pkn = Primärknospe.
r = Strahl.
sp = Somatopleura.
u = Urwirbel, uf = Urwirbelfortsatz — die seriale Zahl derselben wird durch die beigefügte Zahl angegeben.
vg = ventrales Gürtelstück.
vgf = ventrales Gefäss.
vkn = ventrale Sekundärknospe.
vm = ventrale Muskelschicht.
vn = ventraler Nervenast.
Vn = Vorniere.
vrm = ventrale Rumpfmuskulatur.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Oberflächenbild eines Embryo von 89 h bei auffallendem Lichte Vergr. 20.

Fig. 2. Querschnitt durch das erste Myotom nach dem Gehörbläschen und dessen ventralen Fortsatz.

Eig. 3. Querschnitt durch das zweite Myotom und seinen Fortsatz.

Fig. 4. Querschnitt durch die hintere Wand des zweiten Urwirbels und durch die kranialen Enden der folgenden beiden Fortsätze.

Fig. 5. Querschnitt durch das dritte Myotom und den abgehenden Fortsatz desselben.

Fig. 6. Querschnitt durch das vierte Myotom und den Fortsatz des folgenden.

Fig. 7. Abgang des fünften Fortsatzes von seinem Urwirbel und Beginn der Flossenanlage. Oberflächenbild eines Embryo von 89 h.

Fig. 8. Querschnitt durch den sechsten Urwirbel und seinen Fortsatz, der im Gewebe der Flossenleiste liegt.

Fig. 9. Querschnitt durch das kaudale Ende der Flossenleiste und den hier liegenden Fortsatz des siebenten Myotoms.

Fig. 10. Querschnitt durch die Abgangsstelle des siebenten Fortsatzes von seinem Urwirbel,

Fig. 11. Querschnitt durch den achten Urwirbel und seinen Fortsatz.

Fig. 12. Querschnitt durch den zehnten Urwirbel und seinen Fortsatz.

Fig. 13. Oberflächenbild eines Embryo von 95 h.

Fig. 14. Oberflächenbild eines Embryo von 107 h.

Fig. 15. Querschnitt durch das abgetrennte Ende des fünften Urwirbelfortsatzes.

Fig. 16. Querschnitt durch das abgetrennte Ende des sechsten Fortsatzes in der Flossenbasis.

Fig. 17. Oberflächenbild eines Embryo von 137 h.

Fig. 18. Querschnitt durch den vierten Urwirbel. Das fortbestehende dorsale Stück des zugehörigen Fortsatzes und das abgetrennte kraniale Ende des fünften Fortsatzes ist sichtbar.

Fig. 19. Querschnitt durch die Flossenbasis und den ventralen sechsten Fortsatz, dessen Ende sich lateral erweitert hat.

Fig. 20. Rekonstruktionsfigur des sechsten Fortsatzes.

Fig. 21. Querschnitt durch den achten Fortsatz.

Fig. 22. Rekonstruktionsbild desselben.

Fig. 23. Querschnitt durch den elften Urwirbel mit seinem Fortsatz.

Fig. 24. Querschnitt durch den zweiten Urwirbelfortsatz der Flosse eines Embryo von 160 h und dessen Knospe.

Fig. 25. Rekonstruktionsbild dieses Fortsatzes und seiner Knospen.

Fig. 26. Zwei sekundäre Knospen auf dem Querschnitt.

Fig. 27. Rekonstruktionsbild derselben und des zugehörigen Urwirbelfortsatzes.

Fig. 28. Das primäre Basale eines Embryo von 205 h auf einem Horizontalschnitt.

Fig. 29. Querschnitt durch das kraniale Ende des primären Basale eines etwas älteren Embryos.

Fig. 30. Querschnitt durch die Eintrittsstelle des vereinigten ersten und zweiten Spinalnerven in die Flosse.

Fig. 31. Oberflächenbild eines Embryo von etwa 250 h.

Fig. 32. Oberflächenbild eines Embryo von 280 h.

Fig. 33 und 34. Zwei Horizontalschnitte durch die Flossenbasis zur Darstellung des Skelettes, aus der Serie durch den Embryo der Figur 32.

Fig. 35 bis 38. Vier Querschnitte durch die Schultergürtelanlage eines nur wenig jüngeren Embryos.

Fig. 39. Oberflächenbild eines Embryo von 18 Tagen.

Fig. 40—42. Drei Horizontalschnitte durch das Flossenskelett dieses Embryo.

Fig. 43. Querschnitt durch den Schultergürtel eines Embryo von 26 Tagen.

Fig. 44. Querschnitt durch dieselbe Flosse in der Ebene der Eintrittsstelle des dritten Flossennerven.

Fig. 45. Querschnitt durch den Schultergürtel eines Embryo von 32 Tagen.

Fig. 46. Querschnitt durch dieselbe Flosse in der Höhe der Eintrittsstelle des dritten Nerven.

Fig. 47 und 48. Zwei Querschnitte durch die Extremitätenanlage eines Embryo von Lacerta muralis, zur Demonstration der Knospenbildung an den ventralen Urwirbelfortsätzen in der Extremitätenbasis.

Fig. 49. Querschnitt dnrch einen Urwirbel und seinen Fortsatz kaudal von der Extremitätenanlage.

Fig. 50. Sagittaler Längsschnitt durch die Beckenflossenanlagen eines Embryo von 137 h. Bildung der Muskelknospen.

Fig. 51. Querschnitt durch die Beckenflosse eines Embryo von 137 h. Muskelknospen.

Fig. 52. Desgleichen von 160 h.

Fig. 53. Desgleichen von 180 h.

Fig. 54. Desgleichen von 216 h.

Fig. 55. Horizontaler Längsschnitt durch die Beckenflosse eines Embryo von 29 Tagen zur Darstellung des primären Basale.

Fig. 56. Querschnitt durch das kraniale Ende der Beckenflosse eines älteren Embryo.

Aus dem anatomischen Institut der tierärztlichen Hochschule München.

Über die
Entwickelung des Pankreas
bei
Selachiern.

von

JOSEPH MAYR,
München.

Mit 16 Figuren auf Taf. XI—XVIII.

Einleitung.

Schon im Jahre 1867 stellte Götte (1) bei Hühnchenembryonen durch makroskopische Präparation fest[1]), dass das Pankreas aus drei Anlagen entsteht, einer dorsalen und zwei später hinzukommenden „sekundären" (ventralen) Anlagen. Derselbe Forscher (2) hat sodann, neun Jahre später, auch für einen Anuren (Bombinator igneus) eine dreifache Anlage des Pankreas gefunden. Von zwei ventralen, aus dem primitiven Leberstiel hervorsprossenden blindsackförmigen Ausbuchtungen verbindet sich die rechte, indem sie von dem Leberstiel nach links hinüberwächst, mit der linksseitigen und verliert ihre eigene Mündung in den Darm. Indem sie ferner auf der rechten Seite des Darmes dem herabwuchernden dorsalen Pankreas entgegenwächst, vereinigt sie sich auch mit diesem. Das dorsale Pankreas verliert darauf bei Bombinator seine eigene Mündung und es eröffnet sich die gesamte Organanlage somit schliesslich nur an einer einzigen Stelle, entsprechend der linken ventralen Ausstülpung, in den Darm.

Diese Angaben Göttes blieben lange Zeit unbeachtet, bis sie erst im Jahre 1881 durch Göppert (11) der Vergessenheit entrissen wurden. Nachdem schon Oppel (7) bei Proteus fest-

[1]) Nach Felix (16.) citiert, da die Arbeit mir nicht zugängig war.

gestellt hatte, dass hier das Pankreas an zwei verschiedenen Stellen in den Darm mündet, einer kranialen und einer kaudalen, welch letztere mit den Mündungen der Leber zusammentrifft, erkannte Göppert, dass ein solches Verhalten für die Urodelen allgemein gültig ist und dass bei diesen Amphibien ein dorsales und ventrales Pankreas konstant vorkommt. Das erstere liefert diejenigen Gänge, welche oral dicht hinter dem Pylorus münden, das letztere diejenigen, welche weiter kaudal in wechselnder Kombination mit dem Ductus choledochus in den Darm sich eröffnen. Diese Befunde bei erwachsenen Urodelen konnte Göppert durch die Entwickelung bei Triton alp. und taeniat. und Siredon pisciform. verständlich machen. Er zeigte, dass das ventrale Pankreas hier durch paarige Ausstülpung aus dem Leberstiel hervorgeht, einer rechten und linken, die später miteinander verschmelzen. Auch die beiden Ausführungsgänge vereinigen sich zu einem einzigen an der rechten beziehungsweise ventralen („vorderen") Peripherie des Ductus choledochus. Ferner fand er, dass die dorsale Anlage, die schon von vornherein hauptsächlich nach rechts sich ausbreitet, mit der ihr entgegenwachsenden rechten ventralen Anlage am rechten Darmumfange verschmilzt, ebenso wie bei Bombinator nach Götte. Bei den Anuren ergab sich der gleiche Befund, nur mit dem Unterschiede, dass hier auch das dorsale Pankreas nach vollzogener Verbindung mit dem ventralen seine selbständige Verbindung mit dem Darme aufgiebt. Mit Rücksicht auf meine eigenen Befunde möchte ich hier noch darauf hinweisen, dass nach Göppert „die Leber samt den übrigen, am Ductus choledochus hängenden Teilen, eine Drehung durchmacht", infolge dessen der linke ventrale Ductus pancreaticus von unten, der rechte ventrale von oben her in den Ductus choledochus mündet.

Die Untersuchungen Göpperts erfuhren in neuester Zeit eine Erweiterung durch Stöhr (31), der das dorsale Pankreas in den Anfängen seiner Entstehung bei Rana temporaria ver-

folgen konnte. Er fand, dass bei Embryonen von 3,5 mm Länge die erste Anlage der Drüse gegenüber der Mündung des primitiven Leberganges, ein wenig kaudalwärts von ihr, als eine mediane Verdickung der dorsalen Darmwand auftritt und sich alsdann in einen starken, soliden Knopf umwandelt, bevor sie ihre Lichtung erhält.

Was die Säugetiere anlangt, so hatte schon Kölliker (4) vermutet, dass die zwei Abteilungen der Drüse, welche er beim Kaninchen gesehen hatte, der Anlage eines ventralen und dorsalen Pankreas, wie solche von Götte für das Hühnchen beschrieben worden waren, entsprächen. Ferner teilt Bonnet in seinem Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere (10) mit, dass das Pankreas bei denjenigen Tieren, bei welchen ein Ductus pancreaticus minor vorhanden ist, „aus zwei nachträglich verschmelzenden Anlagen“ hervorgeht, eine Angabe, die in der neueren Litteratur über die Pankreasentwickelung übersehen worden ist.

Eine genaue Untersuchung der Entwickelung des Pankreas bei Schafembryonen verdanken wir Stoss (15 u. 16a). Er bezeichnet denjenigen Abschnitt des Mitteldarmes, aus welchem Leber und Pankreas hervorgehen, und der sich durch einen auffallend grossen dorso-ventralen Durchmesser auszeichnet, als primitives Duodenum. Der dorsale Teil des letzteren gestaltet sich, indem er sich nach beiden Seiten zu ausbuchtet, zu der ersten herzförmigen Anlage des dorsalen Pankreas um. Diese Anlage steht selbstverständlich nur durch eine einzige Kommunikation mit dem Darme (Ductus Santorini) in Verbindung, doch wird sie mit Rücksicht auf die doppelseitige Ausbuchtung von Stoss als eine paarige bezeichnet. Diese dorsale Pankreasanlage schnürt sich alsdann in kaudo-kranialer Richtung ab. — Der mittlere Teil des primitiven Duodenum bleibt als definitives erhalten; der ventrale Abschnitt endlich, welcher die gemeinsame Anlage der Gallengänge und der Gallenblase enthält, wird von Stoss

als primitiver Ductus choledochus bezeichnet. An der Grenze dieses Abschnittes und des definitiven Duodenums bei etwas älteren Embryonen tritt einige Zeit nach dem Erscheinen des dorsalen Pankreas das ventrale auf als eine ausgesprochen paarige Anlage. Auch dieses Pankreas schnürt sich in kaudokranialer Richtung ab, und sein Ausführungsgang, der Ductus Wirsungianus, mündet mit dem Ductus choledochus gemeinsam in das definitive Duodenum ein. Später tritt infolge einer Achsendrehung des Duodenums um 90°, durch welche dessen Ventralwand nach rechts gewendet wird, eine Verlagerung der beiden ventralen Pankreasanlagen auf die rechte Seite des Darmes auf. Das rechte ventrale Pankreas schlägt infolge dessen am rechten Darmumfang eine dorsale Richtung ein, wodurch es mit dem dorsalen Pankreas in Berührung kommt. Es verschmilzt schliesslich mit demselben in dem Grade, dass beide nur noch durch die Pfortader getrennt werden. Später obliteriert der Ductus Santorini, während der Ductus Wirsungianus beim Schafe als einziger Ausführungsgang der Drüse bestehen bleibt. Die definitiven Verhältnisse bei einigen anderen Säugetieren und beim Menschen erklärt Stoss in der Weise, dass entweder beide Ausführungsgänge erhalten bleiben, oder bald der dorsale, bald der ventrale Ausführungsgang zu Grunde geht.

Durch die Untersuchungen von Göppert und Stoss wurde die Frage der Pankreasentwickelung in Fluss gebracht, und es erschien rasch hinter einander eine Anzahl von Arbeiten, welche die Angaben der genannten Forscher auch für andere Wirbeltierklassen bestätigten. Ich nenne hier zunächst die Arbeit von Felix (16), die neben einer ausführlichen Darstellung der Leberentwickelung auch die Entstehung des Pankreas bei Vögeln und Säugetieren (Katze, Mensch) behandelt. Beim Hühnchen entsteht das dorsale Pankreas „als eine ziemlich lange Aussackung der dorsalen Darmwand“, die sich in kranio-kaudaler Richtung abschnürt. Bald darauf erscheint eine paarige, ventrale Pankreas-

anlage, welche aus dem „kranialen“ Lebergang, und zwar aus der Einmündungsstelle desselben in den Darm, hervorwächst. Diese zwei ventralen Pankreasanlagen entsprechen dem zweiten und dritten Pankreas Göttes, und liefern später die Hauptdrüse, während das dorsale Pankreas in der Entwickelung zurückbleibt. Auch bei der Katze liess sich ein dorsales und ventrales Pankreas nachweisen, und ebenso beim Menschen mit Wahrscheinlichkeit. Ungefähr um dieselbe Zeit hat Hamburger (17) durch Rekonstruktion mittels der Plattenmodelliermethode zwei Pankreasanlagen für den Menschen konstatiert, die sich vereinigen, eine kleinere, die durch den Ductus choledochus mündet und eine grössere, deren Gang dem Ductus Santorini entspricht. Beim Schwein hat später Wlassow (30) ausser dem zweilappigen dorsalen (vergl. oben Stoss [15 u. 16 a]) ebenfalls ein ventrales Pankreas gefunden.

Die Pankreasentwickelung bei Reptilien wurde im Jahre 1893 von St. Remy (24 und 25) untersucht. Wie ich dem Jahresbericht der Zoologischen Station zu Neapel entnehme, stellte dieser Autor bei Schlangen (Tropidonotus und Pelias) fest, dass die Drüse, wie bei den übrigen Amnioten, aus einer dorsalen und zwei später entstehenden, ventralen Anlagen sich aufbaut. Das Gleiche fand der genannte Forscher auch bei Vögeln (23).

In einer von Hammar (20) mit der Plattenmodelliermethode ausgeführten Untersuchung über die Leberentwickelung ist auch das dorsale Pankreas von Torpedo und den Amnioten für die einzelnen Stadien in Kürze geschildert. Es geht aus der Beschreibung hervor, dass bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien die Drüsenanlage nach rechts abgebogen ist, eine Angabe, die der Autor auch über das Pankreas von Torpedo macht.

Von Kupffers (18) Untersuchungen über das Pankreas von Accipenser sturio brachte nach zwei Richtungen hin durchaus neue Thatsachen. Es stellte sich erstens heraus, dass

beim Stör das dorsale Pankreas aus zwei räumlich von einander weit getrennten Anlagen hervorgeht, aus einem oralen Divertikel, welches dem dorsalen Pankreas der übrigen Tiere entspricht und nur wenig kaudal von der Lebermündung gelegen ist und aus einem etwas früher auftretenden kaudalen Divertikel, das sich am hinteren Ende des Mitteldarmes ausstülpt. Und zweitens ergab sich, dass von den beiden Anlagen, deren jede sich in einen rechten und linken Zipfel auszieht, nur die rechte Hälfte den ursprünglichen Drüsencharakter beibehält und Pankreassubstanz liefert, während die linke, sich in lymphoides Gewebe umwandelnd, zur Milz wird. Durch orales Wachstum der hinteren Anlagen tritt eine Vereinigung mit den vorderen auf und so entsteht eine einheitliche Milz und ein einheitliches dorsales Pankreas. Während aber die vordere und hintere Milzanlage erst verhältnismässig sehr spät sich vereinigen, treffen die beiden Pankreasanlagen schon frühzeitig zusammen. Es wächst der Hauptanteil der hinteren Anlagen an der rechten Seite des Darms nach vorne, woselbst die ventral vorwachsende vordere Anlage mit ihm zusammentrifft. Die vereinigte rechts gelegene Anlage verliert die beiden ursprünglichen Ausführungsgänge und verbindet sich, das kraniale Ende des Mitteldarmes umgreifend, mit der rechten Hälfte eines aus dem primären Lebergang hervorgegangenen paarigen ventralen Pankreas. Dieses letztere Pankreas, welches die Hauptmasse der Drüse liefert, behält seine beiden Ausführungsgänge bei.

Das ventrale Pankreas bei Teleostiern wurde im Jahre 1893 zuerst von Stöhr (26) gefunden, nachdem noch vier Jahre vorher Laguesse (6) bei diesem Objekte nur eine dorsale Anlage beschrieben hatte. Nach Stöhr entsteht das dorsale Pankreas zuerst als ein „solider Knopf“ bei der Forelle schon sehr frühzeitig (25. Tag), noch bevor die Leberanlage erscheint (30. Tag). Es liegt anfänglich etwas kaudal von der letzteren, kommt aber dann, weil es weniger rasch nach hinten rückt, als die Leber-

anlage, später direkt über dieselbe zu liegen (40. Tag). Zu beiden Seiten von der Einmündungsstelle des Leberganges tritt später ein rechtes und linkes ventrales Pankreas auf (46. Tag). Die rechte ventrale Anlage biegt nach aufwärts um und legt sich an das kaudale Ende der dorsalen. Nach etwa zehn Tagen verliert das dorsale Pankreas seinen Ausführungsgang und verschmilzt mit dem rechten ventralen. Das linke ventrale Pankreas bleibt in der Entwickelung zurück gegenüber dem verschmolzenen dorsalen und rechten ventralen. Die beiden ventralen Pankreasgänge trennen sich von dem Lebergange und münden gemeinschaftlich, ein wenig kaudal von ihm, in den Darm ein. Über die Verlagerung der Mitteldarmdrüsen und ihrer Gänge giebt Stöhr folgendes an: Am 40. Tage ist die Pankreasanlage nach rechts und dorsal gerichtet, die Leberanlage nach links und ventral, einige Tage später mündet, während das dorsale Pankreas seine Lage nicht verändert hat, der Lebergang in den rechten und ventralen Umfang des Darmes ein und schliesslich liegt er ganz an der rechten Darmwand.

In dem gleichen Jahre wie Stöhr und unabhängig von ihm untersuchte Göppert (19) die Pankreasentwickelung der Lachsforelle. Die ausführliche und mit Abbildungen versehene Arbeit[1]) stimmt in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen Stöhrs überein, so dass eine nochmalige Aufzählung der letzteren nicht nötig ist. Auf die mehrfach erwähnten Verlagerungen der Drüsen und des Darmes geht Göppert an der Hand seiner Abbildungen etwas näher ein. Er führt jedoch die Verschiebung der Mündung des Ductus choledochus und der zwei ventralen Pankreasanlagen vom ventralen nach dem rechten Darmumfang nicht, wie Stoss, auf eine Achsendrehung des Darmes zurück,

[1]) Die Angabe Göpperts, dass das dorsale Pankreas entsteht, nachdem schon die Leberanlage vorhanden ist, ist vielleicht nur darauf zurückzuführen, dass Stöhr die Pankreasanlage in einem noch etwas früheren Zustande gesehen hat.

sondern erklärt sie dadurch, dass zuerst die Leber nach rechts rückt und dann der Darm nebst seinen Anhangsorganen sich um eine sagittale, durch die obere Befestigungsstelle des dorsalen Mesenteriums gehende Achse nach rechts dreht.

Gleichzeitig mit Stöhr und Göppert hat Laguesse in einigen vorläufigen Mitteilungen und im folgenden Jahre in einer ausführlichen Arbeit (27) das ventrale Pankreas der Knochenfische beschrieben. Seine Befunde stimmen jetzt im wesentlichen mit denen der vorgenannten Autoren überein und erstrecken sich zugleich auf späte Stadien der Drüsenentwickelung und auf die Histiogenese des Organes.

Nachdem so für die drei Klassen der Amnioten, ferner für Amphibien, Ganoiden und Teleostier zwei ventrale Pankreasanlagen ausser der dorsalen gefunden waren, standen von den Cranioten nur noch die Cyclostomen und Selachier aus.

Über die Entwickelung der Drüse bei Ammocoetes Planeri machte von Kupffer (21) in der Sitzung der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie am 9. Mai 1893 wichtige Mitteilungen. Er konnte hier zunächst die Existenz eines dorsalen Pankreas mit Sicherheit feststellen. Die Ausstülpung der dorsalen Darmwand ist dorsoventral abgeplattet und verbreitert sich symmetrisch nach links und rechts gegen den seitlichen Darmumfang herab. Die mit dem Darme noch in offener Kommunikation stehende Leberanlage besitzt eine mittlere, ventrale Bucht und seitliche paarige Ausstülpungen. Die letzteren entsprechen der Lage nach den beiden ventralen Pankreasanlagen der übrigen Wirbeltiere, mit welchen sie auch von Kupffer homologisiert. Der weitere Verlauf der Entwickelung bestätigt diese Auffassung, denn die rechte Hälfte der dorsalen Pankreasanlage wächst am rechten Darmumfange nach abwärts, bis sie mit dem rechten Seitendivertikel der Leberanlage zusammentrifft. Sie eröffnet sich in dasselbe, während gleichzeitig die ursprüngliche Mündung des primitiven Leberganges in den Darm sich vollständig

verschliesst. So erhält die ventrale Drüsenanlage einen neuen, dorsalen Ausführungsgang in den Darm. In diesen Gang wandelt sich die Hauptmasse der rechten dorsalen Pankreasanlage um, während nur ein kleines, kaudales Divertikel als einziges Drüsenrudiment erhalten bleibt. Die linke dorsale Pankreasanlage wandelt sich, wie bei Accipenser, in lymphoides Gewebe um. Die dem ventralen Pankreas homologen Seitendivertikel der Leberanlage entwickeln kein Pankreasgewebe, sondern Leberschläuche.

In der Diskussion zu diesem Vortrage von Kupffers machte Herr Professor Dr. Rückert, wie er mir mündlich mitteilte, die Angabe, dass den Selachiern ein ventrales Pankreas fehle. Er stellte zugleich eine genauere Untersuchung über die Pankreasentwickelung bei Selachiern in Aussicht und übertrug mir bald darauf die Bearbeitung dieses Gegenstandes.

Die Untersuchung wurde im anatomischen Institut der hiesigen tierärztlichen Hochschule unter Leitung von Herrn Professor Dr. Rückert im Laufe der verflossenen drei Jahre mit längeren, durch persönliche Verhältnisse bedingten Unterbrechungen von mir ausgeführt. Sie beschränkte sich anfänglich nur auf die Pankreasentwickelung, doch zeigte es sich bald, dass eine sichere Erkenntnis der Entstehungsweise dieses Organes, seiner Abschnürung vom Darme, seines Wachstums und der eigentümlichen Verlagerung seiner Mündungsstelle nur möglich war unter eingehender Berücksichtigung der Entwickelung des gesammten Mitteldarmes, namentlich der Lageveränderungen desselben, sowie derjenigen des Ductus vitellinus und Ductus choledochus.

Als Untersuchungsobjekte dienten mir Schnittserien hauptsächlich von Torpedo occellata und Pristiurus melanostomus; auch einige Serien von Scyllium canicula und Mustelus vulgaris standen mir zur Verfügung. Was die Methode der Untersuchung anlangt, so wurde eine Anzahl graphischer und

plastischer Rekonstruktionen, die letzteren mit Hilfe der Bornschen Plattenmodelliermethode, ausgeführt.

Als ich meine Untersuchungen begann, lagen über die Pankreasentwickelung der Selachier nur einige wenige Angaben aus Balfours Monographie (3) vor. Dieselben besagen, dass die Drüse als ein rundlicher, hohler Auswuchs aus der dorsalen Wand des dem Duodenum entsprechenden Darmabschnittes am Ende des Stadium K (vier Visceraltaschen eröffnet) entsteht. Auf Längsschnitten zeigt das Organ später die Form eines Trichters, dessen Spitze in das Duodenum mündet; und von dessen Basis, speziell ihrem vorderen Teil, zahlreiche, schlauchförmige Divertikel in den Mesoblast wachsen. Der Trichter, welcher der ursprünglichen Ausstülpung entspricht, dient als eine Art Receptaculum, welches die kleinen Ausführungsgänge aufnimmt und wandelt sich, indem er in die Länge wächst, in den gemeinschaftlichen Ausführungsgang um. Ein ventrales Pankreas hat Balfour nicht gesehen, doch datiert seine Untersuchung aus einer Zeit, in welcher man dieser Drüsenanlage keine Aufmerksamkeit schenkte.

Nach Balfour machte Rabl im zweiten Teil seiner Theorie des Mesoderms (22) bei der Charakterisierung der Entwickelungsstufen seiner Embryonen wiederholt Angaben über die Pankreasanlage. Er hat die erste Anlage des Organes schon bei Pristiurus-Embryonen mit 63 Urwirbeln gesehen als eine kleine, mit verdicktem Epithel bekleidete Ausbuchtung der dorsalen Darmwand. Von Embryonen mit 74—76 Urwirbeln giebt er an, „dass sich das Pankreasbläschen nach vorne zu vertiefe“. Bei 94—97 Urwirbeln ist das Pankreas stark in die Quere ausgezogen. Endlich sei noch erwähnt, dass Rabl mehrere Querschnitte (Tafel IV, Fig. 9 und Fig. 10, Tafel V, Fig. 2) aus der Region der Pankreasanlage abbildet.

Im Frühjahr 1894 erschien ein Aufsatz von Laguesse (28) über die Pankreasentwickelung von Acanthias, dessen Ergeb-

nisse in mehrfacher Beziehung über diejenigen der früheren Forscher hinausgehen. Ich werde im Anschluss an meine eigene Beschreibung wiederholt Gelegenheit haben, auf einzelne Angaben von Laguesse Rücksicht zu nehmen und hebe hier nur hervor, dass der französische Forscher das dorsale Pankreas im Gegensatz zu Balfour nicht aus einer Ausstülpung, sondern aus einer Rinne des Darmes ableitet, die sich der Hauptsache nach in der Richtung von hinten nach vorn, und in geringem Grade von vorne nach hinten abschnürt. Später breitet sich die dorsoventral abgeplattete Drüsenanlage auch seitlich aus, namentlich nach rechts. Die Mündung des Pankreasganges verschiebt sich von der dorsalen auf die linke, später auf die ventrale und schliesslich auf die rechte Seite der Darmwandung. Ähnlich wie Balfour giebt er an, dass der ursprüngliche Blindsack (la poche primitive) sich erweitert und hohle Sprossen treibt. Er stellt alsdann eine Art abgeplatteter Ampulle dar, von welcher der Pankreasgang ausgeht. Ein ventrales Pankreas hat Laguesse bei Acanthias nicht gefunden. Er homologisiert aber im Anschluss an von Kupffers Deutung beim Stör die beiden Leberlappen von Acanthias mit den ventralen Pankreasanlagen der höheren Wirbeltiere.

Was das Verhältnis meiner Untersuchungen zu denen von Laguesse anlangt, so will ich bemerken, dass meine Resultate unabhängig von denen des genannten Forschers gewonnen wurden. Sie lagen bereits in einer ersten Niederschrift vor, als ich jene Arbeit zu Händen bekam. Wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, stimmen dieselben nur zum Teil mit jenen überein. Einige Differenzpunkte mögen übrigens durch die Verschiedenheit der von uns benützten Objekte veranlasst sein.

A. Die Entwickelung des Pankreas bis zur vollendeten Abschnürung desselben vom Darm.

1. Stadium I.

(Pristiurus und Torpedo.)

Die Beschreibung der Pankreasentwickelung beginne ich bei einem Embryo von Pristiurus melanostomus mit 75 Rumpf-Somiten[1]). Der Darmkanal zeigt hier folgendes Verhalten: Vier Visceralspalten sind eröffnet, die fünfte und sechste als Taschen angelegt (Ende des Stadiums K von Balfour). Auf den Kiemendarm folgt der solide Ösophagus und auf diesen ein hohles Kanalstück von cylindrischer Grundform, jedoch seitlich komprimiert. Die Kompression tritt namentlich rückwärts in der Lebergegend stärker hervor, so dass das Lumen von hier ab einen dorso-ventral gerichteten Längsspalt darstellt.

Die Leberanlage besteht aus einem ventral vom Darme gelegenen Rohr, das nach vorne zu blind geschlossen ist, nach hinten, indem es sich allmählich verbreitert, seitlich in die Anlagen der beiden, bereits gegabelten Leberlappen übergeht und sich zugleich dorsal in den Darm eröffnet. Am kaudalen Teile dieser Anlage hängt ventral die unpaare Ausbuchtung der Gallenblase. Nur wenige Schnitte hinter dem kaudalen Ende

---

[1]) Asls erter Rumpf-Somit wurde der vorderste gezählt, welcher medial von der Ganglienleiste liegt.

Fig. 1a

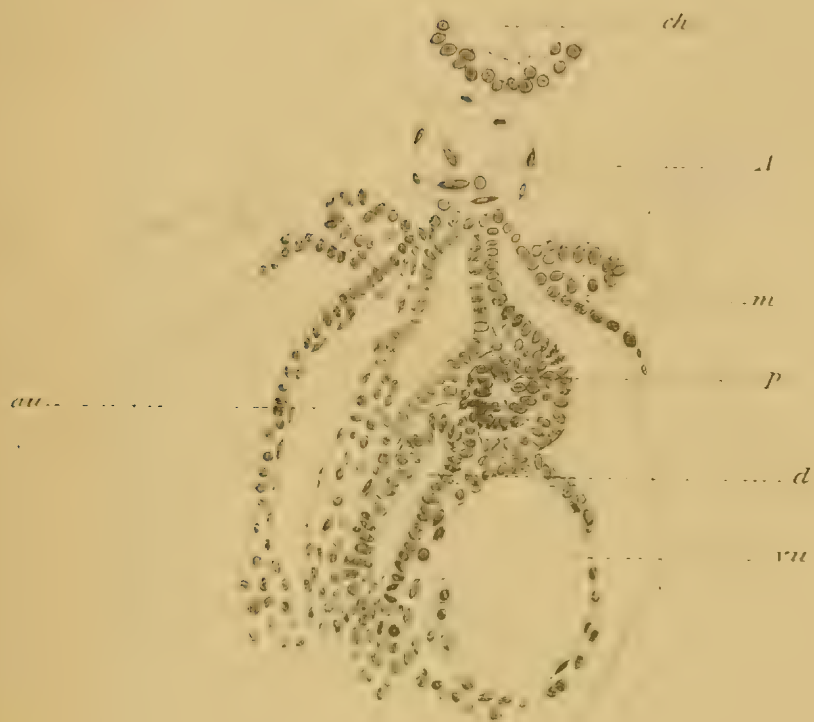


Fig. 1b.

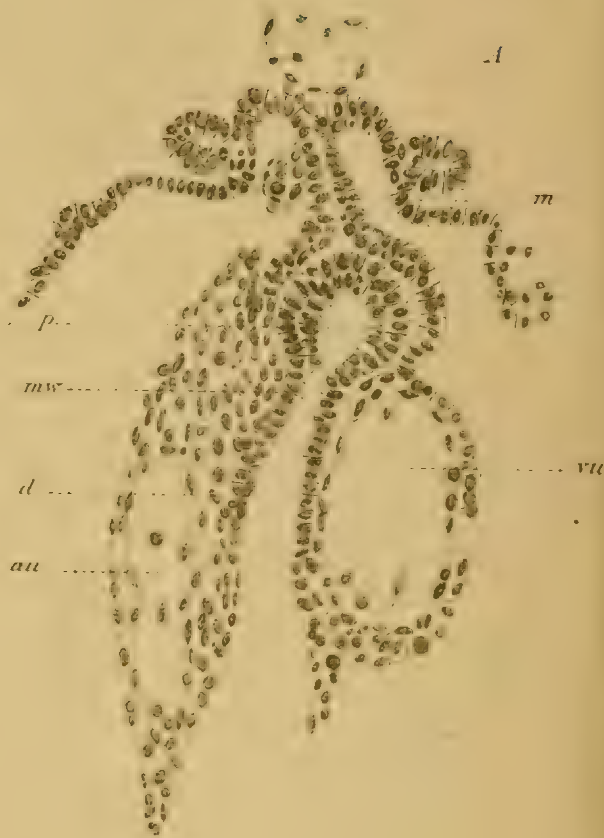


Fig. 2a.



Fig. 2b.

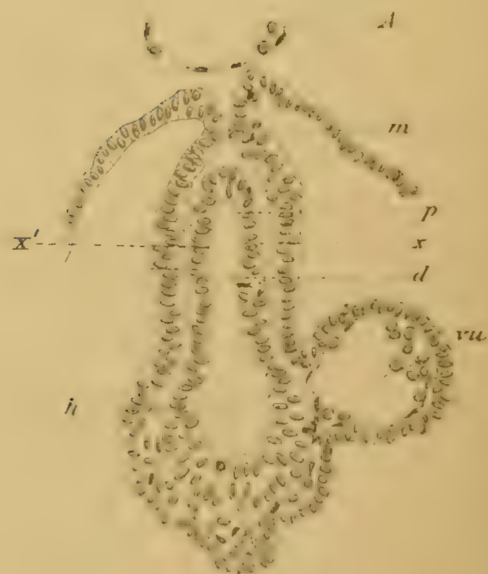


Fig. 3a.

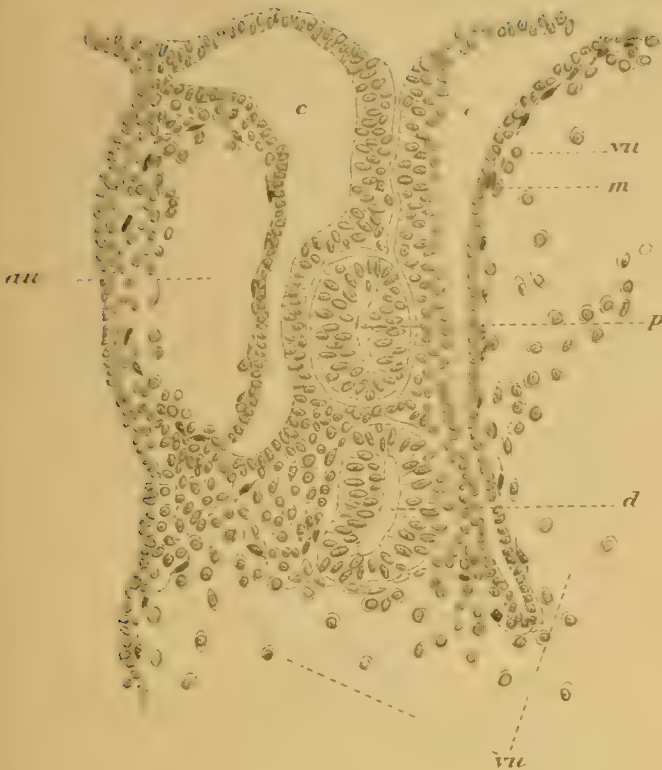


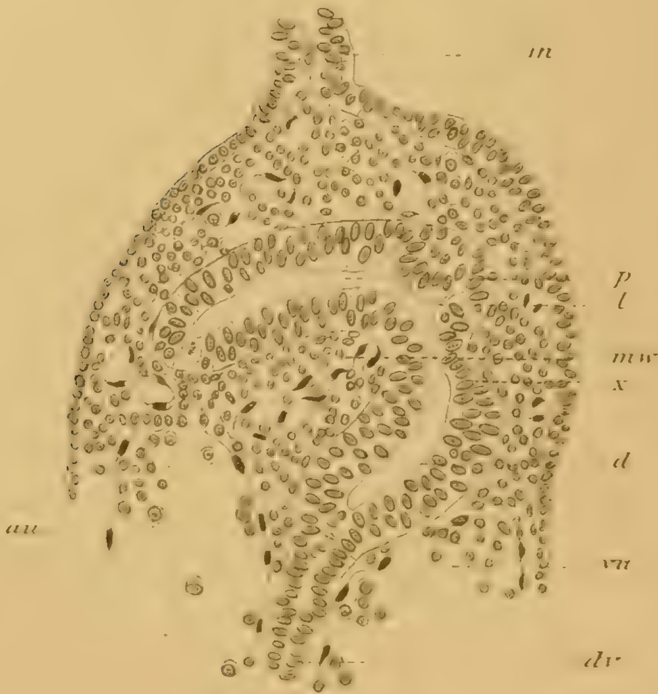
Fig. 3b



Fig. 4a.



Fig. 4b.



der Leberanlage eröffnet sich der Darm in ventraler Richtung gegen den Dotter zu (vordere Darmpforte d in Fig. 1b, Taf. XI).

Wiederum ein paar Schnitte hinter dieser Stelle beginnt die Anlage der Spiralklappe in Gestalt einer von Mesenchym erfüllten, wulstartigen Falte, die von rechts her gegen das Lumen des Darmes vorspringt; in Figur 1 b ist ihr vorderes Ende eben noch angedeutet bei mw. Sie ist bereits annähernd in ihrer ganzen Länge angelegt und beschreibt $1^1/_2$ langgezogene Spiraltouren.

Wenden wir uns nun der Beschreibung der Pankreasanlage zu. Dieselbe erscheint im vorliegenden Stadium ein wenig (45μ) kaudal von der Lebermündung am dorsalen Umfange des Darmes innerhalb des Dorsalgekröses. Ihr kranialer in Fig. 1a (p) abgebildeter Teil stellt ein, dem Darme dicht anliegendes, dickwandiges, mit sehr engem Lumen versehenes Rohr dar. Dasselbe ist noch ganz kurz, es erstreckt sich in kranio-kaudaler Richtung als abgeschnürtes Rohr nur über zwei, vierzehn μ dicke Schnitte, dann verschmilzt es mit der dorsalen Darmwand und mündet schon nach zwei weiteren Schnitten von oben her in das Darmlumen ein. Während dieses Verlaufes nach hinten nimmt es an Umfang merklich zu und erweitert auch sein Lumen. Dieses kurze, orale Stück der Anlage, welches im folgenden „Pankreasrohr“ genannt werden soll, kann somit aufgefasst werden als eine nach vorne gerichtete, blindsackförmige Ausbuchtung des dorsalen Darmumfanges. Damit soll nicht behauptet werden, dass der kurze Blindsack durch einen wirklichen Ausstülpungsvorgang entstanden sei. Es ist vielmehr, wie gleich gezeigt werden soll, ein andersartiger Entstehungsmodus anzunehmen.

Dieses kurze, kraniale Rohrstück setzt sich in den kaudalen, längeren Abschnitt der Pankreasanlage fort. Der letztere besitzt die Gestalt einer ventral offenen Rinne, welche dem dorsalen Darmumfange aufsitzt. Ich will sie, im Gegensatz zum Pankreasrohre, als „Pankreasrinne“ bezeichnen. Sie

erstreckt sich im vorliegenden Stadium über $1^{2}/_{3}$ Rumpf-Somiten (11 Schnitte) nach hinten. Ihr Verhalten lässt sich schon aus dem Schnitt der Figur 1b, welcher der Mündungsstelle des Rohres entspricht, entnehmen.

Man sieht, dass sie äusserlich von der eigentlichen Darmwandung durch eine Einschnürung abgesetzt ist, welche auf der rechten Seite durch den vorspringenden Mesenchymwulst (mw) bedingt wird. Der letztere ist in Figur 1b, wie oben erwähnt, nur schwach entwickelt, und schiebt sich von rechts her gegen das Darmlumen vor. In der weiter hinten gelegenen, nicht abgebildeten Region des Pankreas springt er stärker gegen die Darmrinne vor und ändert alsbald seine Richtung, er kommt jetzt nicht mehr von rechts, sondern von rechts oben. Hinter der Pankreasanlage ändert er seine Richtung wiederum, indem er sich alsdann von oben in das Darmlumen einsenkt. Auf der linken Seite ist die Einschnürungsrinne zwischen Pankreas- und Darmwandung seichter als rechts, wenigstens auf denjenigen Schnitten, welche kaudal von Figur 1b liegen. Sie entspricht linkerseits, wie die Figur zeigt, dem dorsalen Umfange der Umbilikalvene (vu)[1].

Auch in ihrem Innern erscheint diese Pankreasanlage abgesetzt, insoferne die Lichtung der Rinne von derjenigen des Darmes durch einen schmäleren Spalt getrennt wird. Die Wandung der Rinne erscheint verdickt. Sie besteht aus einem mehrschichtigen Cylinderepithel, in dessen innerster Lage sich zahlreiche Karyokinesen vorfinden, während die ventral angrenzende Darmwandung nur eine einfache Reihe von Cylinderzellen trägt. Das hintere Ende der Rinne ist im vorliegenden Stadium bei Pristiurus auch auf Querschnitten scharf abgesetzt. Es tritt hier an Stelle des Rinnenlumens zunächst der Anschnitt der hinteren Rinnenwand über mehreren Schnitten auf, und von da an nach

---

[1]) Umbilikalvene = vena umbilicalis (Balfour, P. Mayer, Rückert) oder vena omphalo-mesenterica (K. Hoffmann).

rückwärts vermisst man die eben beschriebene Rinne. Wohl zeigt sich auch dann noch eine gleichgerichtete, niedrige Bucht des Darmrohres, dieselbe kann aber mit der Pankreasanlage nicht in Zusammenhang gebracht werden, sondern stellt ihrer ganzen Beschaffenheit nach (Mangel einer Epithelverdickung und einer Abgrenzung des Lumens) einen Teil des Darmrohres dar, der nur infolge der Spiralklappenanlage von der übrigen Darmwand abgebogen wird, im sonstigen aber sich unverändert erhalten hat.

Die beschriebene Anlage des Pankreas scheint ziemlich schnell zu entstehen:

Bei einem Pristiurus-Embryo mit fünf Kiementaschen, von welchen drei durchgebrochen sind, fand sich keine Spur des Pankreas, während die Leberanlage hier schon deutlich ist und eine relativ grosse mittlere und zwei seitliche, noch unverzweigte Ausbuchtungen besitzt, von denen die rechte stärker ist, als die linke. Dieser Befund steht im Widerspruch mit den Angaben von Laguesse, nach welchen bei Acanthias das dorsale Pankreas zeitlich vor den Lateraldivertikeln der Leberanlage (28, pag. 104) auftritt.

Bei einem weiteren Pristiurus-Embryo mit sechs Kiementaschen, von denen drei eröffnet sind und die vierte unmittelbar vor dem Durchbruch steht, (leider war die Somitenzählung hier[1]) und bei dem obengenannten jüngeren Pristiurus-Embryo nicht möglich) ist die Pankreasanlage bereits vorhanden und unterscheidet sich von derjenigen, welche der Beschreibung unseres Stadiums zu Grunde gelegt wurde, nur dadurch, dass die Rinne sich etwas weniger weit nach hinten ausdehnt und das kurze, abgeschnürte Rohrstück unmittelbar hinter (1 Schnitt) der Leberanlage auftaucht.

[1]) Das Verhalten seiner Kiementaschen lässt nach den Angaben Rabls, Theorie des Mesoderms II (22.), pag. 66 darauf schliessen, dass es 64—65 Urwirbel besitzt.

Was sich über die erste Entstehung des Pankreas bei Pristiurus ermitteln lässt, ist sonach folgendes: Bei einem Embryo von 75 Rumpfsomiten und einem zweiten, noch etwas jüngeren Embryo dehnt sich die Pankreasanlage über ca. zwei Segmente aus und besteht aus zwei verschieden weit differenzierten Abschnitten: erstens aus einem vorderen, sehr kurzen, vom Darme abgetrennten Rohre („Pankreas-Rohr“) und zweitens der kaudalen Fortsetzung desselben, einer dem dorsalen Darmumfange aufsitzenden Längsrinne („Pankreas-Rinne“).

Eine noch jüngere Entwickelungsphase mit einer einheitlichen Anlage des Organes habe ich, wie mitgeteilt, von Pristiurus nicht zur Verfügung, wohl aber von einem Torpedo-Embryo, dessen Beschreibung ich folgen lasse. Derselbe besitzt ca. 50 Rumpf-Somiten. Von sechs vorhandenen Visceraltaschen sind vier durchgebrochen, die fünfte ist linkerseits im Durchbruch begriffen. Die Anlage des rechten und linken Leberlappens ist noch unverzweigt. Hier findet sich die Pankreasanlage etwas weiter kranial als bei dem beschriebenen Pristiurus-Embryo vor, denn ihr kraniales Ende tritt schon im Bereich der Leberbucht auf. Die Anlage ist hier noch etwas jünger, als dort, denn es existiert noch kein abgeschnürtes Rohrstück, sondern die Anlage besteht in ihrer ganzen Länge aus einer Rinne, deren vordere Wand gerade im Begriff ist, sich von der Darmwandung abzutrennen. Diese Abschnürungsstelle ist sehr deutlich, wenn sie sich auch, abgesehen von einem dünnen Abschnitt, nur über einen einzigen Schnitt (Fig. 2a) ausdehnt. Die von da ab nach hinten verlaufende Rinne (Fig. 2b) würde sich der Beobachtung völlig entziehen, wenn nicht ein Vergleich mit späteren Stadien und mit Pristiurus-Embryonen auf ihre Anwesenheit hinführte. Denn die Rinne ist hier kaum merklich von dem Darme abgesetzt, nur eine leichte Verschmälerung und Einkerbung der Wand, besonders der linken (bei x und x^1 in Fig. 2b) zeigt ihre Grenze gegen das übrige Darmlumen an.

Da diese eingeengte Stelle der Darmwand aber der Lage nach genau korrespondiert mit der Abschnürungsstelle des vorderen Endes und eine Fortsetzung desselben darstellt, so darf man annehmen, dass sie der ventralen Grenze der Pankreasanlage entspricht. Das Darmlumen ist im Bereich der Rinne nicht erweitert, wie bei Pristiurus, sondern verjüngt sich im Gegenteil in dorsaler Richtung. Ferner unterscheidet sich die epitheliale Wandung der Pankreasrinne nicht durch ihr grössere Dicke von dem Epithel der übrigen Darmwandung, wie bei Pristiurus. Es ist vielmehr das Epithel sowohl im Bereich der Rinne, wie der übrigen Darmwandung mehrschichtig und ziemlich dick, wenigstens im vorderen Teil der Anlage. In dem hinteren Teil derselben, da, wo der Darm sich gegen den Dotter auszuziehen beginnt, tritt im ventralen Teil seiner Wandung allerdings ein einschichtiges Epithel auf und dieses wird gegen den dorsalen Umfang, also gegen die Pankreasanlage hin, mehrschichtig. Es geschieht der Übergang aber ganz allmählich, so dass sich auch hier die Epithelverdickung nicht als Grenze zwischen der Pankreasanlage und dem Darme verwerten lässt. Es bleibt somit als einzige Grenzmarke die mit x und x^1 bezeichneten, verdünnten und eingekerbten Stellen der seitlichen Darmwände. Diese verlieren sich in kaudaler Richtung allmählich. Ferner flacht sich die Pankreasrinne bei unserem Torpedo-Embryo kaudal ganz allmählich gegen das Niveau des dorsalen Darmumfanges zu ab, wie die graphische Rekonstruktion zeigt, (Figur 13). Ihr hinteres Ende fällt also noch nicht, wie bei dem beschriebenen, etwas älteren Pristiurus-Embryo des gleichen Stadiums und wie bei älteren Torpedo-Embryonen (vergl. Fig. 14) steil gegen den Darm zu ab. Alle diese Umstände bringen es mit sich, dass man das kaudale Ende dieser jungen Pankreasanlage jetzt noch nicht bestimmen kann. Es lässt sich ihre Längenausdehnung nicht genau angeben, sondern nur so viel aussagen, dass sie sich ungefähr über 2—3 Segmente erstreckt.

Die beigebrachten Thatsachen liefern einige Anhaltspunkte über die Art und Weise, wie die Pankreasrinne zustande kommt. Wenn man den Embryo von Pristiurus allein ins Auge fasst, so könnte man zu der Ansicht kommen, dass die Pankreasrinne sich aus dem Darme ausgestülpt habe, denn sie setzt sich scharf von ihm ab, überragt den seitlichen Darmumfang durch ihre grössere Breite und erhebt sich nicht nur vorne, sondern auch hinten steil über das Niveau des dorsalen Darmumfanges. Betrachtet man aber das jüngere Stadium von Torpedo, so ergeben sich für einen Ausstülpungsvorgang keine Anhaltspunkte, sondern es zeigt sich, dass von dem Darmrohre ein dorsaler Abschnitt sich in loco abgliedert. Es wird also bei der Bildung der Pankreasrinne kein neuer Teil zu der vorhandenen Darmanlage hinzugefügt, etwa durch Vorwuchern der Wand, sondern ein Teil von ihr weggenommen, gleichsam von ihr abgeschnitten. Dieser sich abgliedernde Teil wächst und übertrifft alsbald infolge regerer Zellenwucherung die benachbarten Darmteile, wie das Verhalten des älteren Pristiurus-Embryo lehrt, dadurch wird dann der Anschein erweckt, als ob er auch in seiner ersten Anlage durch eine Ausstülpung entstanden wäre.

2. Stadium II.

(Torpedo.)

Die nächstfolgenden Entwickelungsphasen sollen an Torpedo-Embryonen verfolgt werden. Wir legen der Beschreibung dieses Stadiums einen Embryo mit 70 Rumpfsomiten zu Grunde. Alle sechs Visceraltaschen sind durchgebrochen, die äusseren Kiemenfäden als kurze Knospen angelegt. Betrachten wir zuerst, um eine Übersicht über die ganze Pankreasanlage dieses Stadiums zu gewinnen, das Rekonstruktionsbild II (Fig. 14, Taf. XVII). Hier zeigt

sich die Einmündungsstelle des Ductus choledochus gegenüber dem Verhalten bei Stadium I (Fig. 13) verengt und zwar ist der vordere Umfang des Ganges nach hinten gerückt, während dessen hintere Wand sich am Darme nicht merklich verschoben hat. Wenige Schnitte vor der Mündung der Leberbucht beginnt der abgeschnürte Teil der Pankreasanlage. Dieses geschlossene „Pankreasrohr“ dehnt sich jetzt über drei Segmente nach rückwärts aus, hat also beträchtlich an Länge zugenommen. Sein kranialer Abschnitt ist verhältnismässig klein, auf dem Querschnitt oval, besitzt eine etwas dünnere Wandung als der Darm und ein enges Lumen. Von dem dorsalen Umfange des Darmes ist er abgetrennt durch eine schmale Zone, innerhalb deren die beiden Mesenterialblätter direkt oder durch eingestreute Mesenchymzellen in gegenseitige Berührung gelangen. Nach hinten zu (vgl. Fig. 3a, Taf. XII) wird das Rohr höher und erhält ein senkrecht gestelltes, spaltförmiges Lumen. Es stimmt hier das Pankreasrohr mit dem Darmrohre hinsichtlich der Form, Grösse und Beschaffenheit der Wandung so völlig überein, dass man auf dem Querschnitt den Darm zweimal vor sich zu haben glaubt. Kurz vor der Einmündung wird das Pankreasrohr höher als das Darmrohr und zeigt in seinem dorsalen Umfange eine Verbreiterung seines Lumens.

Von der Mündungsstelle an erstreckt sich die Anlage als „P a n k r e a s r i n n e“ noch über drei weitere Segmente, wie das Rekonstruktionsbild der Figur 14 zeigt. Was die Beschaffenheit der Rinne (p in Fig. 3 b) anlangt, so stellt dieselbe in ihrem kranialen Teil den grösseren dorsalen Abschnitt des Darmkanales dar. Nach rückwärts wird sie von dem eigentlichen Darmkanal bald an Höhe eingeholt (Fig. 3b) und schliesslich übertroffen, weil der Darm jetzt in den Dottergang sich ventral auszuziehen beginnt. Damit erhält zugleich die Seitenwand des ventralen Darmabschnittes ein einschichtiges niedriges Epithel, das aus dem geschichteten Cylinderepithel der dorsalen Darmwand allmählich

hervorgeht. Aber auch das geschichtete Cylinderepithel im dorsalen Teil der Darmwandung zeigt jetzt eine geringere Dicke, als im Bereich der Pankreasrinne. Sehr scharf ist die Grenze zwischen Rinne und Darm am linken Umfang (x in Fig. 3b) der gemeinschaftlichen Anlage markiert in Gestalt der schon im Stadium I beschriebenen Einkerbung der Wand. Auf der rechten Seite springt die Grenze weniger scharf in die Augen, doch ist nicht zu verkennen, dass auch hier eine Verdünnung der Wandung (bei x^1) vorhanden ist, wie im vorigen Stadium.

Während im vorigen Stadium die Pankreasanlage die dorsoventrale Richtung des Darmrohres beibehalten hatte, macht sich jetzt eine winkelige Knickung zwischen Darm und Pankreas bemerkbar. Dieselbe ist schon im Bereich des abgeschnürten Rohres zu sehen. Wie Fig. 3a zeigt, wendet sich der ventrale Umfang des letzteren gegen die linke Körperseite, derjenige des Darmes aber biegt sich nach der rechten Körperseite ab. Noch deutlicher tritt diese Verlagerung weiter kaudal, im Bereich der Pankreasrinne (Fig. 3b), zu Tage. Hier bilden die beiderlei Kanalstücke mit einander einen nach der rechten Körperseite offenen stumpfen Winkel, in welchen sich Mesenchymgewebe einschiebt. Der von rechts her sich einschiebende Mesenchymwulst (mw), der das Epithel gegen das Darmlumen in Form einer flachen Falte vordrängt, wird nach rückwärts noch stärker und stellt das kraniale Ende der Spiralklappenanlage dar. Das Lageverhältnis dieses vorderen Endes der Spiralfalte zum Pankreas in jüngeren Entwickelungsstadien hat schon Rabl erwähnt und abgebildet.

Gegen ihr kaudales Ende zu nimmt die Pankreasrinne an Höhe allmählich ab, während sie sich bei Acanthias nach Laguesse nach hinten zu vertieft und verliert ihre scharfe Abgrenzung gegen das übrige Darmrohr, indem die als Grenzmarke dienende Wandkerbe x schwindet. Dies ist der Fall wenige Schnitte vor dem hinteren Umfang der Kommunikationsöffnung mit dem

Ductus vitello-intestinalis (hintere Darmpforte). Unmittelbar hinter dieser Abgangsstelle geht die Pankreasrinne in der Wandung des Spiraldarmes auf.

3. Ableitung des Stadium II vom Stadium I.

In Stadium I dehnt sich das abgeschnürte Pankreasrohr bei Pristiurus nur über wenige Schnitte aus, bei dem noch jüngeren Torpedo (vgl. Fig. 13, Taf. XVII) kann man eigentlich kaum noch von einer abgeschnürten Partie reden. Auf die vordere, in Abschnürung begriffene Wand folgt nach hinten gleich die mit dem Darm kommunizierende Rinne, die sich über etwa zwei Segmente erstreckt. In dem zuletzt beschriebenen Stadium II dagegen (vgl. Fig. 14) dehnt sich das abgeschnürte Pankreasrohr über drei Somiten aus und die Pankreasrinne über eine gleiche Strecke. Es erhebt sich nun die Frage, auf welche Weise ist die erstere Anlage aus der letzteren hervorgegangen? Wenn wir zunächst nur die Frage ins Auge fassen, auf welche Weise das geschlossene Rohr der Fig. 14 entstanden sei, so treten uns hier zwei Möglichkeiten entgegen. Erstens könnte dasselbe in kraniokaudaler Richtung vom dorsalen Darmumfang sich abgeschnürt haben, in welchem Falle es aus dem Material der rinnenförmigen Anlage des Stadium I entstanden sein müsste. Es würde dann das orale Ende der Rinne, d. h. die Grenze zwischen Rohr und Rinne, am Darm sich in kaudaler Richtung verschoben haben. Die Ausdehnung, in welcher dies geschehen wäre, liesse sich unter Umständen genau angeben, nämlich unter der Voraussetzung, dass das einmal abgeschnürte Rohrstück in seinem Längenwachstum mit dem Darm gleichen Schritt hält, was wir vorläufig einmal annehmen wollen. In diesem Falle würde die Abschnürungsstelle um ebensoviel nach hinten gerückt sein, als das Rohrstück an Länge zugenommen hat, näm-

lich um eine Strecke von fast drei Segmenten. Hat sich nun das Rohr wirklich auf Kosten der Rinne kaudal abgeschnürt, dann sollte man erwarten, dass die Rinne selbst kürzer geworden sei. Sie müsste sogar, da sie im Stadium I sich über zwei bis drei Segmente ausgedehnt hat, vollständig in der Bildung des Rohres aufgegangen sein. Da sie nun aber in Stadium II thatsächlich noch vorhanden und sogar länger ist, als vorher (drei Segmente), so muss in dem angenommenen Falle auch sie in kaudaler Richtung sich verlängert haben und zwar um etwa drei Segmente.

Zu ganz anderen Ergebnissen gelangen wir, wenn wir die zweite gegebene Möglichkeit acceptieren, dass nämlich das Rohr des Stadium II in kaudo-kranialer Richtung entstanden sei. Dass es in dieser Richtung sich am Darme abgeschnürt habe, wie Laguesse es für Acanthias angiebt, wird wohl niemand angesichts der von mir beschriebenen Befunde bei Pristiurus und Torpedo für möglich halten. Ein nach vorne gerichteter Blindsack, der sich kaudo-ventral in den Darm eröffnet (vergl. Fig. 14), kann unmöglich durch eine kranial fortschreitende Abschnürung vom Darm entstanden sein. Hingegen wäre es denkbar, dass das in Abschnürung begriffene kraniale Ende der Pankreasanlage des Stadium I in cranialer Richtung zu dem Rohr des Stadium II ausgewachsen sei vermöge lebhaften Eigenwachstums. In diesem Falle würde, im Gegensatz zu dem zuerst beschriebenen, die Abschnürungsstelle am Darm sich nicht verschoben haben und würde ferner die Pankreasrinne des Stadium II derjenigen des Stadium I entsprechen, sie würde nicht oder nur wenig nach hinten gerückt sein. Welcher von beiden Vorgängen in Wirklichkeit stattgefunden hat oder ob vielleicht beide zugleich sich abgespielt haben, liesse sich leicht entscheiden, wenn wir bestimmen könnten ob, und eventuell um wieviel die Abschnürungsstelle am Darme sich verschoben hat. Leider ist aber eine solche Bestimmung auf direktem Wege nicht möglich, da am Darm kein fixer Punkt existiert, von

welchem aus man ohne weiteres die Strecke bis zur Abschnürungsstelle mit Erfolg messen könnte. Von keiner der Stellen, welche man als Ausgangspunkte wählen könnte, wie z. B. die Mündung des Ductus choledochus, ferner vordere oder hintere Darmpforte, lässt sich mit Sicherheit behaupten, dass sie sich während der fraglichen Entwickelungsperiode nicht selbst am Darme verschoben habe. Auch auf die Rumpfsegmente kann man die Abschnürungsstelle nicht direkt beziehen, da ja der in Rede stehende Darmabschnitt in toto mitsamt seiner Drüsenmündung nach hinten gerückt sein kann, was auch, wie wir sehen werden, thatsächlich der Fall ist. Indessen kann man doch auf Umwegen, durch Berücksichtigung verschiedener Kriterien, zum Ziele kommen. Der etwas mühsame Weg, auf welchem dies gelingt, soll hier betreten werden, da er nicht nur über die Entstehungsart des Pankreas, sondern auch über sonstige Entwickelungsvorgänge an dem betreffenden Abschnitt des Darmes (Abschnürung der Leber, Verschluss der Darmpforte, Verlagerung des Mitteldarmes) Aufschlüsse verspricht.

Betrachten wir zunächst die Oeffnung, mittelst deren die ventrale Darmwand in den Dottergang mündet, so zeigt sich, dass dieselbe von Stadium I (Fig. 13) auf II (Fig. 14 auf Taf. XVII) sich erheblich verengt hat. In Fig. 13 ist der kraniale Umfang derselben, die „vordere Darmpforte“, an der Stelle zu suchen, wo das mediane Divertikel der Leberanlage (h), das zur Gallenblase (vf) wird, kaudal endet. Von hier ab senkt sich die ventrale Darmwand, indem sie sich rasch verjüngt, in schräger Richtung kaudoventral und bildet die vordere Wand des Dotterganges. Die hintere Darmpforte ist in Fig. 13 an die Stelle * des Darmes zu setzen, wo dessen Lumen nach vorne sich erweitert, in der Figur derjenige Punkt, wo der dorsale (blaue) Kontour der Umbilikalvene die ventrale Darmwand kreuzt. Die ventrale Darmwand biegt von dieser Stelle an nach vorne aus ihrem horizontalen Verlauf schräg in kranio-ventraler Richtung ab. Die Ent-

fernung von hier bis zur vorderen Darmpforte erstreckt sich über fast zehn Somiten. An dem Embryo des Stadium II (Fig. 14) ist die hintere Darmpforte noch schärfer markiert, die Darmwand ist hier im rechten Winkel nach abwärts abgeknickt. Auch die vordere Darmpforte tritt etwas deutlicher hervor, weil die vordere Wand des Dotterganges etwas steiler verläuft. Die vordere Darmpforte grenzt hier nicht unmittelbar an die Gallenblasenanlage, sondern ist etwas (auf vielleicht eineinhalb Segmente) kaudal von ihr abgerückt und befindet sich an der Stelle, wo das dicke Epithel der Leberanlage sich zu der dünnen Wand des Dotterganges ausgezogen hat. Die Entfernung von hier bis zur hinteren Darmpforte beträgt reichlich drei Segmente. Es hat sich also die Kommunikationsöffnung des Darmes mit dem Dottergang, der Darmnabel, in der Medianebene seit dem Stadium I um eine Ausdehnung von fast sieben Somiten verengt. Diese Verengung kann durch ein Vorrücken der kaudalen oder ein Nachhintenrücken der oralen Darmpforte oder endlich durch beide Prozesse gleichzeitig hervorgerufen worden sein.

Betrachten wir, bevor wir auf die letztere Frage eingehen, zuerst das Verhalten der Leberanlage. Diese stellt in der Medianebene auf Fig. 13 eine Bucht dar, die in einer Ausdehnung von ca. drei Somiten mit dem Darme kommuniziert und sich kaudal zur Gallenblasenanlage vertieft. In ihrem vorderen Teil nimmt sie seitlich die Anlagen der zwei Leberlappen auf. Sie enthält also die noch ungetrennten Anlagen der Gallenblase, nebst Ductus cysticus und ferner die des Ductus choledochus und des mit ihm vereinigten Ductus hepaticus. Im Stadium der Fig. 14 ist die Verbindung dieser Bucht mit dem Darmlumen beträchtlich eingeengt, auf die Ausdehnung von etwas weniger als einem Somiten. Die Bucht selbst aber hat sich durch eine in ihr Inneres vorspringende Falte f der kranio-ventralen Wand in ein kaudo-ventrales Divertikel, die Anlage der Gallenblase, und ein orales, den Ductus

hepaticus, gegliedert. Die Mündung der gemeinsamen Bucht in den Darm darf jetzt schon als Ductus choledochus bezeichnet werden. Fig. 15 u. 16 auf Taf. XVIII zeigen die weitere Ausbildung dieser Teile an älteren Embryonen. Die Gallenblase setzt sich schärfer vom Ductus hepaticus und choledochus ab und der letztere hat sich in Fig. 16 schon zu einem engen, drei Somiten langen Kanal umgestaltet. Ein Vergleich dieser vier Abbildungen zeigt, dass die fortschreitende Abschnürung der Leberanlage vom Darme in kranio-kaudaler Richtung erfolgt. Dies geht namentlich schon aus Fig. 13 u. 14 hervor. Man erkennt sofort, dass die an der kranialen Grenze der Leberbucht gelegene Falte f^1, welche in Fig. 13 noch flach ist und sich hier in dorsaler und etwas kaudaler Richtung erhebt, bei dem Embryo der Fig. 14 sich nach hinten zu zwischen Darmlumen und Lebermündung vorgeschoben und dadurch die letztere eingeengt hat. Selbstverständlich ist das kaudale Vordringen der Falte f^1 nicht die mechanische Ursache der Verengerung, sondern nur der Ausdruck für einen kaudal fortschreitenden Abschnürungsprozess der Leberanlage vom Darm.

Wenden wir uns nun dem Verhältnis zwischen der Leberbucht und der vorderen Darmpforte zu. Bei dem Embryo der Fig. 13 geht der hintere Rand der Leberbucht, indem er sich ventral abknickt, unvermittelt in die vordere Wand des Ductus vitello-intestinalis über. Bei dem Embryo der Fig. 14 aber hat sich ein horizontal verlaufendes Stück ventraler Darmwand in der Ausdehnung von etwa eineinhalb Somiten zwischen beide Teile eingeschoben. Dieses in Fig. 14 mit v^1 bezeichnete Verbindungsblatt, das vorne in seiner Struktur mit dem kaudalen Teil der Leberanlage übereinstimmt, nach hinten aber sich allmählich verdünnt zu dem platten Epithel der Dottergangwand, ist vielleicht dadurch entstanden, dass der hintere Teil der Leberanlage kaudal ausgewachsen ist oder sich ausgezogen hat. Möglich, wenn auch nach dem Verhalten seines Epithels un-

wahrscheinlicher wäre es, dass es dem schräg abfallenden Anfangsstück der vorderen Wand des Dotterganges der Fig. 14 entspricht, das in die horizontale Richtung gehoben sein könnte durch den Druck, der an die Darmpforte von vorne sich anlegenden Nabelgefässe. Im Stadium der Fig. 14 und 15 ist es ganz oder teilweise in der Bildung des verlängerten Ductus choledochus aufgegangen. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass um die Ausdehnung dieses Blattes v^1 die vordere Darmpforte von der Leberbucht an sich nach rückwärts verschoben hat, womit freilich die eben erwähnte beträchtliche Verengung des Dotterganges fürs erste nur zum kleineren Teil erklärt würde. Doch können wir es für unsere Beweisführung vorläufig offen lassen, ob dies geschehen ist, oder ob die vordere Darmpforte ihren Platz nicht verändert hat. Eines dagegen werden wir als sicher annehmen dürfen, dass nämlich diese vordere Darmpforte von Stadium I zum Stadium II nicht in kranialer Richtung vorgerückt sei. Eine derartige Verschiebung würde sich mit der geschilderten Entwickelungsweise der medianen Partie der Leberanlage nicht vereinigen lassen, es wäre ferner nicht abzusehen, was dieselbe zustande gebracht haben sollte und endlich würde durch sie ein progessiver Entwickelungsvorgang, die Verengung des Darmnabels, wieder rückgängig gemacht werden, denn, was am hinteren Rand dieser Öffnung durch Vorrücken der hinteren Darmpforte an Terrain gewonnen würde, das würde gleichzeitig am vorderen Rande wieder verloren gehen. Ich glaube aus allen diesen Gründen, dass die Möglichkeit einer Vorwärtswanderung der vorderen Darmpforte überhaupt nicht ernstlich in Betracht gezogen zu werden braucht. Dass dieselbe in Wirklichkeit nicht existiert, ist die einzige Annahme, die wir der folgenden Beweisführung zu Grunde legen müssen.

Wenden wir uns nun zurück zur Abschnürungsstelle des Pankreas und vergleichen wir deren Lage zu derjenigen der vorderen

Darmpforte, so zeigt sich, dass diese beiden Stellen in Fig. 14 nahezu in einer Vertikalen über einander liegen, während in Fig. 13 die Abschnürungsstelle um die Länge von eineinhalb Somiten kranial vor der Darmpforte gelegen ist. Da die letztere sich nicht nach vorne verschoben hat, so muss die erstere um die angegebene Strecke nach hinten gerückt sein. Aber wir können noch etwas weiter gehen. Wie oben gezeigt wurde, ist die vordere Darmpforte wahrscheinlich nicht an ihrer Stelle geblieben, sondern um ca. eineinhalb Somiten nach hinten gerückt. Wenn dies wirklich der Fall ist, dann muss die Abschnürungsstelle des Pankreas um weitere eineinhalb Somiten nach hinten gewandert sein, also im ganzen ca. drei Somiten. In der That ist das abgeschnürte Pankreasrohr vom Stadium I zu Stadium II um fast drei Somiten gewachsen und muss es demnach als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, dass diese ganze Längenzunahme auf Kosten einer kaudal fortschreitenden Abschnürung entstanden sei und nicht durch ein vermehrtes Längenwachstum. Sein Wachstum würde in diesem Falle mit dem der Darmwand gleichen Schritt gehalten haben. Es hat sich also das Pankreas in gleicher Richtung vom Darme abgetrennt, wie die Leberanlage; seine Abschnürung in dieser Richtung ist aber in der gleichen Zeit weiter fortgeschritten und so kommt es, dass die Abschnürungsstelle (= vorderer Rand seiner Mündung) jetzt hinter die Lebermündung fällt, während sie in Fig. 13 etwa der Mitte der letzteren entsprach.

Wenn wir aber die Entwickelungsvorgänge am Mitteldarme klarlegen wollen, so müssen wir schliesslich noch eine Lageverschiebung des gesamten Darmabschnittes berücksichtigen. In Fig. 13 liegt das vordere Ende der Pankreasanlage unterhalb des sechsten Rumpf-Somiten, in Fig. 14 unterhalb des neunten; es ist also um drei Rumpf-Somiten nach hinten gerückt; um genau die gleiche Strecke hat sich das kaudale Ende der Leberbucht verschoben (vom hinteren Ende des siebenten zu dem

des zehnten Rumpfsomiten). Schon diese Übereinstimmung macht es wahrscheinlich, dass um die erwähnte Strecke der gesamte vorliegende Darmabschnitt nebst Drüsenanlagen nach hinten gerückt ist, was sich als Folge eines vermehrten Wachstums des oral davon gelegenen Vorderdarmabschnittes leicht begreifen liesse. Eine solche Annahme wird aber zur Gewissheit, wenn wir die Verlaufsverhältnisse der Blutgefässe, speziell der Arteria umbilicalis [1]) in Rechnung ziehen. Diese Arterie geht bei Torpedo in allen von mir untersuchten Stadien an derselben Stelle des Rumpfes von der Aorta ab, nämlich in der Höhe des neunten Rumpf-Somiten, wie eine Vergleichung der Figuren 13—16 demonstriert. Auch bei Pristiurus bleibt die Abgangsstelle der Arterie in allen einschlägigen Stadien sich gleich, sie entspricht hier dem siebenten Rumpfsomiten. Nun verläuft dieses Gefäss im Stadium der Fig. 13 senkrecht von der Aorta nach abwärts an der linken Seite des Darmes und Dotterganges vorbei, wie auch auf dem Querschnitte der Figuren 1a und 1b von Pristiurus zu sehen ist. Sie verlötet dabei an einer, in Fig. 13 mit * bezeichneten Stelle mit der Vena umbilicalis (in Fig. 13—16 blau) und vermittels dieser, welche in inniger Verbindung mit Darm und Leberanlage steht, auch indirekt mit der Darmwandung. Wenn nun eine Rückwärtswanderung des gesamten in Rede stehenden Darmabschnittes wirklich statt hat, dann müsste das distale Stück der Arterie, speziell die mit der Vene verlötete Stelle, mit nach hinten verschoben werden und zwar um ebensoviel als die Rückwärtswanderung des Darmabschnittes beträgt. Ein Blick auf Fig. 14 zeigt nun in der That, dass eine solche Verschiebung der Arterie stattgefunden hat. Sie verläuft jetzt schräg nach hinten und ventral und wenn wir die Verlötungsstelle * in beiden Figuren vergleichen,

---

1) Nach Balfour, P. Mayer, Rückert. Arteria omphalo-mesenterica nach K. Hoffmann.

Fig. 5a.



Fig. 5b.



Fig. 5c.



Fig. 6a

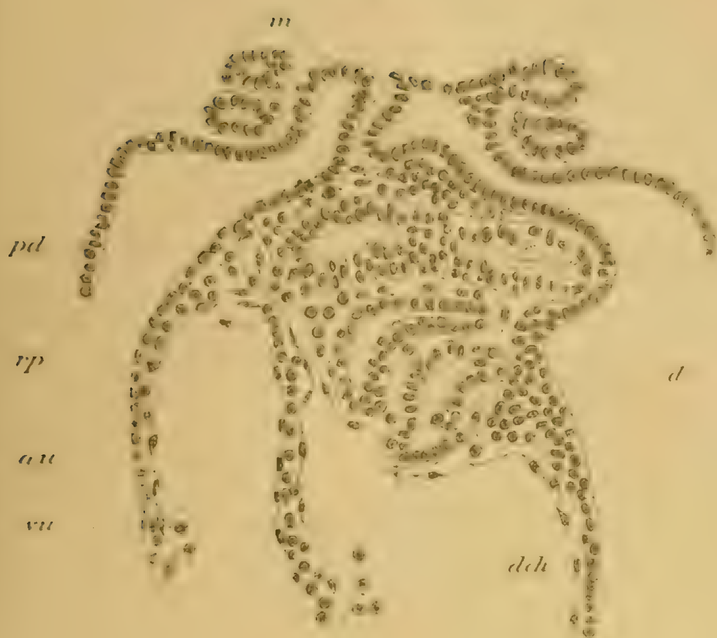


Fig. 6b.



Fig. 7.



so zeigt sich, dass die Verschiebung wirklich drei Segmente beträgt (vom vorderen Teile des Segmentes VIII zum vorderen des Segmentes XI).

Nach alledem kann eine Rückwärtswanderung des gesamten Darmabschnittes und zwar um etwa drei Segmente während der vorliegenden Entwickelungsperiode nicht bezweifelt werden. Die völlige Übereinstimmung aber, welche sich hinsichtlich der Rückwanderung der drei eben erwähnten Stellen, kaudaler Rand der Leberbucht, vorderer Rand der Pankreasanlage und Verlötungsstelle der Arteria und Vena umbilicalis kundgiebt, weist nicht nur darauf hin, dass der gesamte Darmabschnitt sich nach hinten verschoben habe, sondern zeigt zugleich, dass die drei fraglichen Stellen selbst sich weder zu einander noch zum Darme verrückt haben. Und damit bekommen wir, speziell in der Verlötungsstelle der Arterie mit der Vene, einen fixen Punkt, der uns für die weitere Orientierung in späteren Stadien von Nutzeu sein wird. Für den Augenblick aber kann es eine weitere Bestätigung für die eben dargelegte Auffassung bieten, dass das Pankreasrohr durch kaudale Abschnürung entstanden sei. In Fig. 13 liegt nämlich die Abschnürungsstelle zwei Segmente vor der Verlötungsstelle, in Fig. 14 aber um zweidrittel Segmente hinter derselben. Hat sich die Verlötungsstelle gegenüber dem Darm nicht verschoben, dann wird die Abschnürung des Pankreas um etwas weniger als drei Segmente nach hinten gerückt sein. Es ist dies dasselbe Resultat, zu dem wir oben auf anderem Wege bereits gelangt sind. Auch für den Verschluss des Darmnabels ergiebt sich unter Beiziehung dieses neuen Kriteriums selbstverständlich ebenfalls eine Bestätigung unserer obigen Annahme: Die vordere Darmpforte hat sich nur um eineinhalb Segmente nach hinten verlagert gegenüber der Verlötungsstelle der Umbilikalarterie mit der Vene[1]). Ist dies

[1]) Die Verlötungsstelle * befindet sich in Fig. 13 $^1/_2$ Somiten hinter, in Fig. 14 1 Segment vor der vorderen Darmpforte.

aber der Fall, dann muss die beträchtliche Verengung (um eine Strecke von sieben Somiten) die zwischen Stadium I und II stattgefunden hat, zum grössten Teil — auf einer Strecke von fünfeinhalb Somiten — durch ein Vorrücken der hinteren Darmpforte vor sich gegangen sein.

4. Stadium III.

(Torpedo.)

Diesem Stadium sind zwei Torpedo-Embryonen zu Grunde gelegt, der eine mit 73–76, der andere mit 78 Rumpf-Somiten. Die Figur 15 (Tafel XVIII) wurde nach dem jüngeren der beiden Embryonenhergestellt. Er zeigt, dass das fertige Pankreasrohr sich nur mehr über zwei Somiten erstreckt und dass die Rinne sich auf eine Ausdehnung von nur mehr $1^1/_2$ Somiten beschränkt. Beschreiben wir zuerst das Rohr. Es besitzt in seinem kranialen Abschnitt noch den gleichen Bau, wie im vorigen Stadium (vergleiche Figur 3 a [Tafel XII] des Stadium II), d. h. es ist hier auf dem Querschnitt oval mit senkrecht gestelltem, spaltförmigem Lumen und besitzt noch die gleiche Grösse wie dort. Ein Unterschied tritt erst weiter hinten auf, insofern das Rohr sich ziemlich plötzlich nach rechts hin auszieht, wobei es reichlich den dreifachen Durchmesser gewinnt, wie vorne (Fig. 4 a auf Tafel XII). Infolgedessen erscheint hier der abgeschnürte Teil des Pankreas als ein quergestelltes, dorso-ventral komprimiertes Rohr, welches das Darmrohr an Umfang übertrifft. Mit dem letzteren bildet es einen nach rechts offenen Winkel. Diese Winkelstellung zwischen Darm- und Pankreasanlage war schon in Stadium II, namentlich hinten, im Bereich der Pankreasrinne (Fig. 3 b) deutlich, doch war der Winkel dort ein stumpfer, während er jetzt ein spitzer geworden ist. Die Verschiebung ist dadurch zustande gekommen, dass sich der Darm noch stärker als bisher

mit seinem ventralen Umfang nach rechts gedreht hat und das Pankreas sich in entgegengesetzter Richtung, d. h. mit seinem dorsalen Umfang nach rechts zu abgebogen hat. Weiter hinten, im Bereich der Pankreasrinne (Fig. 4b), ist diese Verlagerung noch stärker ausgesprochen. Hier verlaufen der dorsale Teil des Pankreas und der ventrale des Darmes schon fast parallel und beide Rinnen bilden zusammen hier ein ventral und rechts offenes Hufeisen. An der Stelle der stärksten Krümmung des Hufeisens mündet das Pankreas mit seinem ursprünglich ventralen (jetzt links gelegenen) Umfang in den oberen Umfang des Darmes ein. Man erkennt hier wieder deutlich, dass diese Verbiegung in genetischem Zusammenhang mit der Entwickelung des Mesenchymwulstes mw steht, der sich von rechts und ventral in das Kanalsystem, und zwar stärker als in Stadium II, einstülpt. Er enthält in seinem Innern einen Ast der Arteria omphalomesenterica. Durch den Wulst wird die ursprünglich rechte Wand des gemeinschaftlichen Darm-Pankreasrohres tief eingefaltet, das dorsale Blatt der Falte gehört dem Pankreas, das ventrale dem Darm an.

Die starke Verbiegung der gemeinschaftlichen Darm-Pankreasanlage wird sich schon aus mechanischen Gründen nicht auf die Stelle des Mesenchymwulstes mw allein beschränken, sondern auch kranial vom Wulst bemerkbar machen müssen. So erklärt es sich, dass schon am vordersten (nicht abgebildeten) Teil unserer Drüsenanlage bei dem vorliegenden Embryo Darm und Pankreas gegen einander abgebogen und gedreht sind und zwar weit stärker als in Fig. 3a des vorigen Stadiums, ohne dass von einem sich einstülpenden Mesenchymwulste in dieser Region etwas zu bemerken wäre.

Was die weitere Differenzierung der Pankreasanlage anlangt, so ist bei dem jüngeren (nicht abgebildeten) Embryo dieses Stadiums das Pankreasrohr noch völlig einheitlich gebaut. Bei dem älteren der beiden Embryonen (Fig. 4a) gabelt sich das

linke Ende des Schlauches nach eingetretener Verbreiterung in einen dorsalen und ventralen Schenkel, wie die Figur zeigt. Rechts von der Stelle der Gabelung wölbt sich die dorsale und ventrale Wand des Schlauches etwas gegen das Innere vor und bewirkt dadurch eine unvollständige Trennung des Rohres in zwei Unterabteilungen, eine kleinere linke, gegabelte (l in Fig. 4 a und 4 b) und eine grössere rechte, einheitliche. An der Grenze zwischen beiden findet weiter hinten, nachdem die Gabelung der linken Abteilung sich verloren hat, die Einmündung des Rohres in den Darm statt (wie Fig. 4 b zeigt). Es ist wahrscheinlich, dass diese Unterabteilungen den später zu beschreibenden, deutlich getrennten Hauptlappen des Pankreas von Pristiurus und Scyllium entsprechen.

Im Bereich der Pankreasrinne ist noch die Einkerbung der linken Wand (x in Fig. 4 b) der früheren Stadien deutlich.

5. Stadium IV.

(Torpedo.)

In diesem Stadium fasse ich zwei verschiedenalterige Embryonen von Torpedo zusammen, welche in Bezug auf das Pankreas dahin übereinstimmen, dass der rinnenförmige Teil der Anlage sich soweit verkürzt hat, dass wir von ihm als besonderen Abschnitt absehen und ihn nunmehr als Ausführungsgang des Rohres bezeichnen können (Fig. 16). Die Anlage besteht sonach nur aus dem abgeschnürten Rohrstück und dessen Einmündung. Bei dem jüngeren der beiden Embryonen (82 Rumpf-Somiten) ist noch, wie im vorigen Stadium, der ursprüngliche auf dem Querschnittovale, d. h. nicht dorsoventral abgeplattete Teil des Rohres vorhanden, der sich durch seinen geringeren Umfang

und die senkrechte Stellung seines Lumens (abgebildet für Stadium II in Fig. 3 a) kennzeichnet. Derselbe dehnt sich aber jetzt nur mehr über drei Schnitte aus und erweitert sich dann sofort nach der rechten Seite hin, so dass die gleiche Bildung entsteht, wie sie in Fig. 4 a des vorigen Stadiums dargestellt wurde. Dieser verbreiterte Teil des Schlauches hat jetzt im Querdurchmesser gegen früher zugenommen, kaudal verschmälert er sich wieder etwas auf Kosten seines linken, gegabelten Endes und senkt sich mit seinem linken Umfang in die dorsale Wand des Darmes ein. Unmittelbar hinter der Einmündungsstelle schwindet, im Gegensatz zum vorhergehenden Stadium, die Pankreasanlage. Indessen ist der Darm von hier an nach rückwärts in dorsaler Richtung etwas weiter ausgezogen, als vor der Einmündungsstelle, was sich im Rekonstruktionsbild der Fig. 16 (Taf. XVIII) nur durch geringe Aufwärtsbiegung der dorsalen Darmwand unmittelbar kaudal von der Mündung des Ganges kundgiebt. An dem älteren Embryo dieses Stadiums zeichnet sich dieser dorsal hinzugekommene Abschnitt von dem übrigen Darmkanal durch sein weiteres, unregelmässig ausgebuchtetes Lumen aus. Es ist in Fig. 5c (Tafel XIII) bei r' abgebildet. Im übrigen unterscheidet sich die Pankreasanlage des älteren der beiden Embryonen (ca. 90 Rumpf-Somiten) vor derjenigen des jüngeren dadurch, dass der Schlauch schon von seinem kranialen Ende ab die nach rechts gerichtete Verbreiterung zeigt. Das ehemalige verchmälerte, orale Stück ist also jetzt gänzlich in dem verbreiterten Teil aufgegangen. Etwas vor der Mitte seiner Längenausdehnung (Fig. 5a, Taf. XIII) tritt die oben beschriebene Trennung in zwei ungleich grosse Lappen auf, welche hier durch eine, von vorne her eindringende Scheidewand eine kurze Strecke (ein Schnitt) vollständig von einander getrennt sind. Neben dem linken Divertikel (ps in Fig. 5a) zeigt das Hauptrohr in dorsaler Richtung eine kleine Bucht. Ich bin nicht darüber ins Klare gekommen, ob diese dem dorsalen Schenkel der Gabelspalte in Fig. 4 a entspricht oder eine Neu-

bildung ist. Im ersteren Falle würde in Fig. 4a nur der ventrale Gabelast den Vorläufer des linken Divertikels darstellen. Nach hinten zu schwindet das linke Divertikel alsbald wieder und senkt sich das Rohr schliesslich im Bogen ventral nach abwärts gegen den Darm zu. Dieser absteigende Teil stellt die Anlage des Ausführungsganges dar. Die Fig. 5b (Taf. XIII) zeigt die Mündung des Pankreasrohres auf dem Anschnitt. Die Mündungsstelle ist in der Figur noch durch einige Zellen verlegt. In der zuletzt erwähnten Figur erkennt man den Mesenchymwulst mw des vorigen Stadiums wieder. Derselbe ist mächtiger geworden und hat sich gedreht, indem er sich jetzt von rechts und oben, nicht mehr von rechts und unten in das gemeinschaftliche Darm-Pankreasrohr einsenkt. Auch erscheint er an seiner Basis eingeschnürt und das ihn umgebende, entodermale Hufeisen entsprechend stärker zusammengedrückt. Die Stellung, die hieraus für Pankreas und Darm resultiert, zeigt zunächst Fig. 5a. Beide Abschnitte, die zuerst (Fig. 2b) in einer Flucht dorso-ventral verliefen, dann in stumpfem (Fig. 3b) und später in spitzem (Fig. 4b) Winkel zu einander standen, sind jetzt so stark gegen einander abgeknickt, dass sie parallel verlaufen. Sie liegen beide nicht mehr vertikal, sondern horizontal, haben sich also um je 90^0 gedreht. Der ursprünglich dorsale Umfang des Darmes ist nach links gewendet und nimmt, wie Fig. 5b zeigt, von oben her den Ausführungsgang des Pankreas auf. Der ursprünglich ventrale Umfang des Darmes sieht in Fig. 5a nach rechts, weiter kaudal, in Fig. 5b, sogar nach rechts und oben. Es mündet daher der von unten kommende Dottergang jetzt in den rechts gewendeten, ehedem ventralen Rand des Darmquerschnittes (vergl. Fig. 5a bei d v), an welcher die Mündung im kranialen Anschnitt getroffen ist. Ebenso hat sich die Mündung des Ductus choledochus mit dem Darme nach rechts gedreht. Sie befindet sich jetzt dicht neben derjenigen des Ductus vitellinus, zwei Schnitte kranial von ihr. Auf dem Schnitt der Fig. 5a ist durch die mit d. ch. bezeichnete punktierte Linie

die Grenze angegeben, an welcher das Lumen des Ductus choledochus mit dem Darmlumen zusammenfliesst. Die Zunahme der Drehung macht sich jetzt auch weiter kranial als früher bemerkbar. Es ist das abgeschnürte Pankreasrohr jetzt von seinem kranialen Ende an quer gestellt und von derselben Stelle an beginnt schon die Drehung des Darmquerschnittes aus der ventralen in eine schräg nach unten und rechts verlaufende Richtung. Die Ursache der beschriebenen Drehung des Darmes mitsamt seinen Drüsenausführungsgängen soll im II. Abschnitt dargelegt werden.

6. Ableitung des Stadium III und IV vom Stadium I und II.

Es wurde oben die Pankreasanlage des Stadium II von derjenigen des Stadium I mit Hülfe zweier Rekonstruktionsbilder (Fig. 13 und 14) abgeleitet und festgestellt, dass das Drüsenrohr durch kaudal fortschreitende Abschnürung einer rinnenförmigen Anlage entsteht. Dabei wurde gleichzeitig die Abschnürung der Leberanlage, der Verschluss des Darmnabels und die Verschiebung des gesamten betreffenden Darmabschnittes verfolgt. Es erübrigt nun, das Gleiche für Stadium III und IV durchzuführen, was an der Hand der Rekonstruktionsbilder Fig. 15 und 16 (Taf. XVIII) geschehen soll. (Die Figur 16 wurde nach der Querschnittserie des jüngeren der beiden Embryonen von Stadium IV ausgeführt). Von dem Stadium der Fig. 14 zu demjenigen der Fig. 15 ist die gesamte Pankreasanlage nicht mehr gewachsen, sie hat sich im Gegenteil um die Länge von zwei Somiten verkürzt, wovon ein Somit auf das Rohr und einer auf die Rinne entfällt. Vom Stadium III zu IV ist das Rohr in seiner Längenausdehnung sich so ziemlich gleich geblieben, es hat höchstens eine ganz geringfügige Zunahme erfahren, da

es bei dem Embryo dieses Stadiums sich über etwas mehr als zwei Somiten erstreckt, während es in Stadium III nur über knapp zwei Somiten sich ausgedehnt hatte. Hingegen hat die Pankreasrinne sich wiederum merklich verkürzt, von einer Länge von eineinhalb Segmenten auf weniger als ein halbes Segment, sodass man jetzt überhaupt nicht mehr von einer Rinne, sondern besser von einem Ausführungsgang spricht. Wir sehen also von Stadium II zu Stadium IV eine fortschreitende Verkürzung der Rinne, während sich das Rohr nicht entsprechend verlängert, sondern im Gegenteil anfänglich (bis Stadium III) verkürzt. Um zu ermitteln, durch welchen Entwickelungsvorgang diese Veränderungen zustande gekommen sind, wollen wir einen teilweise anderen Weg einschlagen, als oben für die Ableitung des Stadium II, indem wir diesmal vom kaudalen Ende der Pankreasrinne ausgehen. Wenn man diese Stelle zu ihrer nächsten Umgebung in Beziehung setzt, so fällt bei Torpedo sofort ihr Verhältnis zur hinteren Darmpforte auf. Die jeweilige Lage der letzteren ist bei den vorliegenden Torpedo-Embryonen genau zu ermitteln, da hier der Spiraldarm nach vorne, gegen den Dottergang zu, sich plötzlich erweitert. Wie die Figuren 14 bis 16 zeigen, biegt die ventrale Darmwand an dieser Stelle steil, fast in rechtem Winkel, nach unten ab, um die hintere Wand des Dotterganges zu bilden. Dieses Verhältnis hat, nebenbei bemerkt, für gleichalterige Pristiurus-Embryonen keine Geltung, da hier der Übergang des Darmes in den Dottergang ganz allmählich stattfindet und sich der Vertikal-Durchmesser des Spiraldarmes schrittweise nach vorne zu verlängert. Hier liesse sich die hintere Darmpforte in topographischer Beziehung für Schlussfolgerungen nicht verwerten. Bei Torpedo zeigt sich nun schon in Stadium II (Fig. 14), dass die hintere Darmpforte genau senkrecht unter dem kaudalen Ende der Pankreasrinne gelegen ist. Das gleiche Verhältnis fand sich bei den Embryonen des Stadium III (Fig. 15) und auch bei dem jüngeren Embryo des

Stadium IV (Fig. 16). Es ist mit anderen Worten diese auffallende Lagebeziehung zu verfolgen von dem Stadium an (Stadium II), in welchem überhaupt zum erstenmale eine deutliche, kaudale Abgrenzung der Pankreasrinne sich vorfindet, bis zu dem Zeitpunkt (Fig. 16), in welchem die letztere infolge ihrer beträchtlichen Verengung nicht mehr als Rinne, sondern als Ausführungsgang zu bezeichnen ist. Aus dem mitgeteilten Lageverhältnis geht schon mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass sich die beiden genannten Teile während der fraglichen Entwickelungsperiode am Darme nicht verschieben. Denn wäre dies der Fall, dann müssten sie von Stadium zu Stadium immer in genau dem gleichen Grade ihren Standort wechseln, ohne dass doch irgend eine gemeinsame Ursache für einen derartigen Effekt sich denken liesse. Überdies könnte für die Zeit zwischen Stadium II und III überhaupt nur ein sehr geringes Vorrücken der hinteren Darmpforte in Betracht kommen, da sich der Darmnabel währenddessen nur um die Ausdehnung von einem halben Somiten verengt.

Mit der Annahme, dass weder die hintere Darmpforte noch das hintere Ende der Pankreaslage sich verschoben haben, stimmt nun auch die Lagebeziehung zu der oben erwähnten Verlötungsstelle zwischen Arteria und Vena umbilicalis. Es zeigt sich nämlich, dass dieselbe während der fraglichen Zeit immer den gleichen Abstand einhält zu den beiden erst besprochenen Stellen der Darmwandung. Dieser Abstand entspricht in Stadium II—IV (Fig. 14—16) der Ausdehnung von vier Somiten. Wir haben also drei Punkte, die in ihrer gegenseitigen Entfernung geraume Zeit hindurch sich genau gleich bleiben, einer vorne in der Umgebung der Darmwand, zwei hinten am Darme selbst und davon wiederum einer dorsal, der andere ventral. Daraus darf man aber mit noch mehr Sicherheit, als dies soeben geschehen konnte, den Schluss ziehen, dass die beschriebenen Punkte während der fraglichen Zeit unverrückbare Marken dar-

stellen, denn eine gemeinsame Ursache, welche die drei Stellen von Stadium zu Stadium immer in der gleichen Richtung und im gleichen Grade verschoben haben könnte, ist in diesem Falle nicht denkbar. Wir kommen somit auf anderem Wege als oben wieder zu dem Resultat, dass die Verlötungsstelle der Umbilikalgefässe einen am Darm sich nicht verschiebenden Punkt darstellt, wodurch diese frühere Annahme weiterhin gestützt erscheint.

Verwerten wir nun die drei genommenen festen Punkte für die Beurteilung der Entwickelungsvorgänge am Darmkanal im Bereich der Drüsenanlagen. Wie ein Blick auf die Figuren lehrt, ergiebt sich zunächst wiederum eine kaudale Verschiebung des gesamten einschlägigen Darmabschnittes mitsamt seinen Drüsenanlagen. Von Stadium II zu Stadium III ist dieselbe gering (in der Ausdehnung von nur einem halben Somiten), von Stadium III zu IV aber beträgt sie zwei Somitenlängen. Gleichzeitig senkt sich der die Drüsenmündungen aufnehmende Bezirk des Darmes in ventraler Richtung, indem der davor und der dahinter gelegene Abschnitt des Vorder- und Mitteldarmes von Stadium I bis IV in zunehmendem Masse nach abwärts konvergieren. Vielleicht ist ein vom Nabelstrang ausgehender Zug die Ursache dieser letzteren Lageveränderung. Der Darmnabel verengt sich vom Stadium der Fig. 14 zu dem der Fig. 16 um zwei Drittel seines Längsdurchmessers (von einer Länge von drei Somiten auf eine solche von etwa einem Somiten). Während die beträchtliche Verengerung desselben von Stadium I zu Stadium II der Hauptsache nach auf ein Vorrücken der hinteren Darmpforte zu beziehen war, ist dieser Vorgang jetzt zum Stillstand gekommen und hat nur noch eine weitere Rückwärtsverschiebung der vorderen Darmpforte stattgefunden. Auf diesen letzteren Prozess allein muss, wie aus Obigem hervorgeht, der weitere Verschluss zurückgeführt werden.

Was schliesslich die Anlage des Pankreas, von der wir aus-

gegangen sind, anlangt, so kann, wenn das hintere Ende der Rinne sich nicht am Darm verschoben hat, die Verkürzung der letzteren nur durch eine weiter kaudal fortschreitende Abschnürung derselben erklärt werden. Nun sollte man freilich erwarten, dass in diesem Falle das Rohr dementsprechend an Länge zunehmen würde, von Fig. 14 zu Fig. 15 um eine Somitenlänge, von Fig. 15 zu Fig. 16 um eineinhalb. Statt dessen sehen wir, dass es sich zwischen dem Stadium der Fig. 15 und 16 in seiner Länge gleich bleibt und dass diese zwischen dem Stadium der Fig. 14 und 15 sogar um einen Somiten abnimmt. Es kann dies offenbar nur dadurch erklärt werden, dass das Rohr während dieser Zeit beträchtlich an Breite zunimmt, wie oben an der Hand der Querschnitte dargethan wurde. Diese Formveränderung darf daher nicht oder wenigstens nicht allein auf ein aktives Wachstum zurückgeführt werden, sondern auf ein Ausziehen des vorhandenen Zellenmaterials in die Breite.

Die fortschreitende Abschnürung der Lebermündung wurde schon früher beschrieben. Hier sei nur darauf aufmerksam gemacht, dass die Mündung des Ductus choledochus vom Stadium der Fig. 14 zu 16 sich nicht nur verengt, wie die des Pankreas, sondern dass sie zugleich nach hinten sich verschiebt, wie sich in Berücksichtigung der obigen drei fixen Punkte aus den Abbildungen ohne weiteres ergiebt. Es hat sich die Lebermündung dem Darmnabel in Fig. 16 auf weniger als eine Somitenlänge genähert, trotzdem die vordere Wand des letzteren selbst zurückgegangen ist. Ebenso hat sie sich dem vorderen Umfange der Pankreasmündung genähert, obwohl der letztere gleichfalls stark zurückgewichen ist. So sehen wir, dass von Stadium II zu Stadium IV die Entwickelung des Pankreas, die Abschnürung der Leber, der Darmverschluss und endlich die Lageveränderung des gesamten zugehörigen Darmabschnittes in dem gleichen Sinne weiter schreitet, wie wir es von Stadium I zu Stadium II verfolgen konnten. Wir kommen also bei Beurteilung der älteren

Stadien zu dem nämlichen Resultat, wie bei den jüngeren, obwohl wir einen teilweise anderen Weg der Deduktion eingeschlagen haben, von anderen Kriterien ausgegangen sind. Gerade diese Umstände sprechen aber dafür, dass die angewandten Kriterien in beiden Fällen richtige waren und dass der Entwickelungsprozess wirklich in der Weise stattfindet, wie er von mir aufgefasst wurde.

7. Stadium II—IV bei Pristiurus und Scyllium.

Ich beginne hier mit der Beschreibung eines Embryo von Pristiurus, der in Bezug auf den Entwickelungszustand seines Pankreas mit dem Torpedo-Embryo des Stadium IV so ziemlich übereinstimmt. Der betreffende Embryo ist allerdings im übrigen jünger, als jener von Torpedo. Leider war es nicht möglich, die Zahl der Somiten zu bestimmen. Nach dem Verhalten seiner Kiemenspalten dürfte er zwischen die Stadien L und M Balfours fallen, denn die sechste Visceralspalte ist links offen, rechts im Durchbruch begriffen. Die Anlage der äusseren Kiemenfäden ist schon bemerkbar[1]). Das Pankreasrohr dehnt sich hier von seinem vorderen Ende bis zum Beginn seiner Einmündungsstelle nur über einen Somiten aus und ist von vorne an dorso-ventral abgeplattet und verbreitert, wie bei dem Torpedo-Embryo der Fig. 5a. Die orale Hälfte des Schlauches ist, wie Fig. 6a (Taf. XIV) zeigt, durch eine von vornher eindringende Scheidewand in zwei Unterabteilungen zerlegt, die, im Gegensatz zu Torpedo, von ziemlich gleicher Grösse sind. Nach der Vereinigung der beiden Divertikel mündet (Fig. 6b) der einheitliche Schlauch nahe seinem linken Umfange nach abwärts in den Darm. Das senkrechte, kurze Mündungsstück entspricht der Anlage des Ausführungsganges. Unmittelbar hinter der

[1]) Hienach dürften ihm mit Rücksicht auf die Angaben Rabls (Theorie des Mesoderms II.) 88—93 Urwirbel zuzusprechen sein.

Einmündungsstelle schwindet die Pankreasanlage. Es ist also auch hier, wie bei den zuletzt beschriebenen Torpedo-Embryonen, keine echte „Pankreasrinne" mehr vorhanden, doch dehnt sich dort der Darm kaudal von der Mündungsstelle in dorsaler Richtung weiter aus, als oral von jener Stelle (vergl. Fig. 5b mit 5c). Das Pankreasrohr von Pristiurus ist in diesem Stadium erheblich kürzer, als dasjenige von Torpedo, es ist auch kürzer als die Drüsenanlage im Stadium I von Pristiurus. Da mir die zwischenliegenden Stadien von Pristiurus fehlen, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob sich das Pankreasrohr auf dieselbe Weise, wie bei Torpedo, durch kranio-kaudale Abschnürung einer Rinne gebildet hat, doch kann man einen solchen Vorgang schon deshalb mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, weil bei dem Pristiurus-Embryo des Stadiums I eine Rinne vorhanden war, und der Abschnürungsprozess an dem kranialen Ende bereits begonnen hatte. Dass der Prozess bei den von mir untersuchten Squaliden in der That ebenso verläuft, wie bei Torpedo, geht indess aus dem Verhalten zweier Embryonen von Scyllium canicula hervor, welche die fehlenden Zwischenstufen der beiden Pristiurus-Embryonen in erwünschter Weise bieten und ihrer Pankreas-Entwickelung nach in das Stadium II und III von Torpedo fallen. Eine kurze Besprechung derselben mag hier eingeschaltet sein. Bei dem jüngeren dieser beiden Embryonen dehnt sich die gesamte Pankreasanlage über $5^1/_2$ Somiten aus, wovon ein Segment auf das Rohr, $4^1/_2$ auf die Rinne entfallen. Bei dem etwas älteren Embryo der gleichen Species (dem Stadium III entsprechend) ist die Abschnürungsstelle des Pankreas am Darm um fast drei Segmente nach hinten gerückt. Die Länge der Rinne beträgt infolgedessen nur mehr ungefähr ein Segment. Das abgeschnürte Rohrstück, welches sich jetzt über vier Segmente ausdehnen müsste, hat nur noch eine Länge von zwei Somiten. Es hat sich also, ganz ebenso wie bei Torpedo, verkürzt und zwar unter gleichzeitiger Ver-

breiterung. Dass der betreffende Mitteldarmabschnitt als Ganzes, nebst seinen Drüsenausführungsgängen sich gleichzeitig nach hinten verschoben hat (1 Segment), wurde selbstverständlich bei dieser Berechnung mit in Betracht gezogen. Der Ductus choledochus ist in derselben Zeit, zwischen Stadium II und III, um zwei Segmente nach hinten gerückt, im Zusammenhang mit der Verengerung der Dottergangmündung. Man sieht hieraus, dass bei meinen Squaliden im wesentlichen der gleiche Entwickelungsgang, wie bei Torpedo stattfindet. Auch in Bezug auf die Einzelheiten der Formgestaltung stimmt die Anlage des Pankreas in beiden Fällen überein.

Demgegenüber ist es auffallend, dass die Pankreasrinne von Acanthias, wie Laguesse beschreibt, an ihrem kaudalen Ende einen Blindsack bildet, woraus der genannte Forscher auf eine von hinten nach vorne erfolgende Abschnürung der Anlage vom Darme schliesst. Ich kann, da ich Acanthias nicht untersucht habe, nicht beurteilen, ob es sich hier wirklich um eine Abschnürung handelt, welche derjenigen von Torpedo, Scyllium und Pristiurus gerade entgegengesetzt ist oder ob vielleicht nur das hintere Ende der Anlage zu einem Blindsack in kaudaler Richtung auswächst. Da bei Acanthias nach Laguesse auch das vordere Ende, wenn auch erst später und in geringerem Grade, „einen Blindsack bildet," so scheint zum wenigsten die kranio- kaudale Abschnürung hier nicht zu fehlen.

Kehren wir nun wieder zu dem Pristiurus-Embryo des Stadium IV (Fig. 6a und b) zurück, um zum Schlusse noch die Lageveränderung des Darmes und der in ihn einmündenden Drüsengänge zu kontrollieren. Wie Fig. 6a zeigt, ist der Darm im Bereiche des Pankreasrohres bereits mit seinem dorsalen Ende nach links gedreht, doch noch nicht so stark, wie bei dem Torpedo der Fig. 5a—c. Sein dorsales Ende sieht dementsprechend nach links und dorsal, das ventrale, in welches der Lebergang (d. ch.) auf dem Schnitte mündet, nach ventral und

etwas nach rechts. Weiter kaudal an der Stelle der Pankreasmündung (Fig. 6b) ist die Neigung eine stärkere, sein Querdurchmesser steht in einem Winkel von 45° zur Vertikalen. Sein nach links und dorsal gewendetes Ende nimmt den Pankreasgang auf. Zwischen dem Darm und dem horizontal ausgebreiteten Pankreasrohre drängt sich, wie bei Torpedo (vgl. Fig. 4b auf Taf. XII), ein Mesenchymwulst (mw) nach links zu vor. In der gleichen Frontalebene wie das Pankreasrohr, mündet in den nach rechts und unten gekehrten Ventralrand der Dottergang dv (ebenso wie bei Torpedo). Derselbe ist schon spaltförmig verengt. Dieser vordere Teil des Spiraldarmes ist bei Pristiurus etwas komplizierter beschaffen, als bei Torpedo. Er zieht sich hier über eine ziemliche Strecke seiner kaudalen Ausdehnung in einen ventralen Zipfel aus (vZ in Fig. 6b), richtiger in eine Rinne, die sich kaudal allmählich verliert. Sie besitzt an ihrer rechten Wand plattes Epithel, und auch an ihrer linken verflacht sich das Epithel ventral allmählich. Durch das flache Epithel stimmt sie mit dem Dottergang überein, dessen kaudale Fortsetzung am Darme sie bildet. Diese Rinne ist ein bei der Abschnürung vom Dotter dem definitiven Darme zugefallener Teil, der in seinem histologischen Verhalten (niedriges Epithel) mit der Wand des Dotterganges übereinstimmt. Die Abschnürung ist hier weiter ventral erfolgt, als bei Torpedo, wo dieser Zipfel fehlt. Zweitens ist der rechte Umfang des Spiraldarmes dorsal zu einem senkrecht stehenden, hohen Fortsatz ausgezogen (dZ), dessen mediale Wand das hohe Epithel der dorsalen Spiraldarmwandung besitzt, dessen laterale niedriges, wie weiter unten im ventralen Zipfel. Durch diese beiden Fortsätze erhält der kraniale Teil des Spiraldarmes auf dem Querschnitt die Form einer zweizinkigen Gabel oder eines V, wie aus Fig. 6b zu ersehen ist, wenn man sich das Pankreasrohr fortdenkt. Zwischen die beiden Gabeläste ragt von oben der Wulst der Spiralklappe (mw) herein, der hier mit dem ganzen, oben er-

wähnten Mesenchymwulst identisch ist. Nach hinten zu dreht sich diese Spiralklappenanlage auf die linke Seite, auf welcher sie eine lange Strecke hindurch liegen bleibt. Wenn dann der ventrale Zipfel schwindet, gewinnt sie die gleiche Gestalt, wie bei Torpedo (Fig. 5c).

B. Über den Einfluss der Spiraldarmentwickelung auf die Verlagerung des Pankreas.

Es mag an dieser Stelle auf die Ursachen eingegangen werden, welche die für die einzelnen Stadien beschriebenen Form- und Lageveränderungen des Pankreas bedingen. Diese Vorgänge, wie die später (pag. 137) zu schildernde Verlagerung des Leber- und Pankreasganges in der Frontalebene, stehen bei Selachiern im innigen Konnex mit der Entwickelungsweise der Spiralklappe. Über die letztere hat Herr Professor Dr. Rückert auf der diesjährigen Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Berlin nähere Mitteilungen gemacht, auf welche ich verweise (32 und 33). Ich will nur diejenigen Hauptpunkte hier hervorheben, welche für die Ableitung der in Rede stehenden Entwickelungs-Vorgänge des Pankreas notwendig sind.

Die Entwickelung der Spiralklappe setzt noch etwas vor derjenigen des Pankreas ein und tritt in Gestalt zweier Formveränderungen in Erscheinung, die wir im Interesse der Darstellung gesondert behandeln wollen. Die eine der Veränderungen besteht in einer rinnenartigen Einbuchtung der epithelialen Wand des Darmrohres, dessen Lumen infolge hiervon auf dem Querschnitt Sichelform erhält. Der Hohlraum der Falte ist von dem das Epithelrohr umhüllenden Mesenchym erfüllt. In Fig. 5c bei mw (Tafel XIII) sieht man diese An-

Fig. 8.

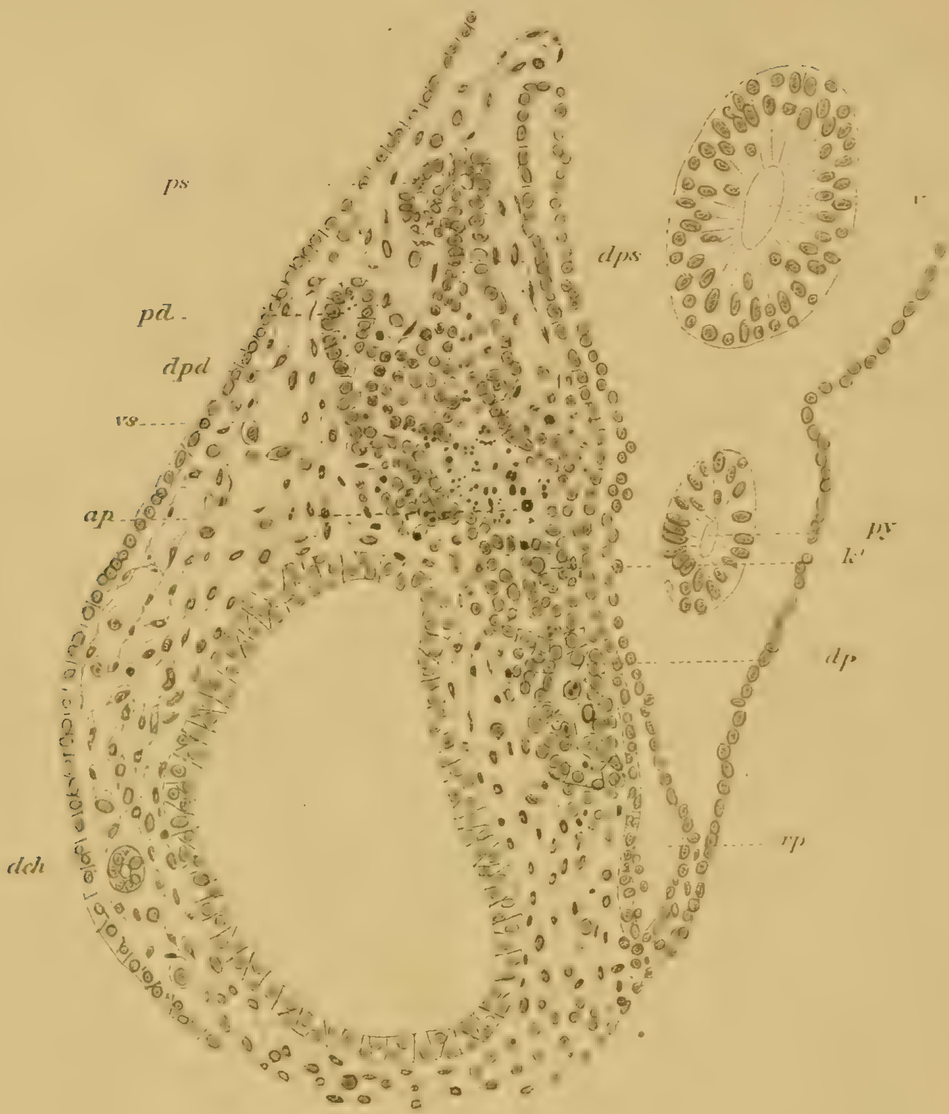


Fig. 10.

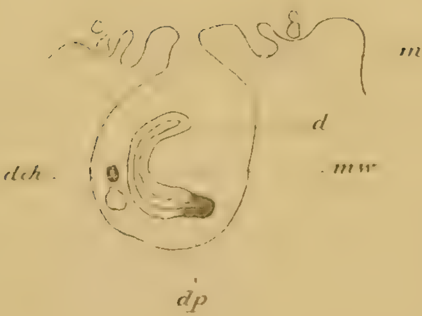


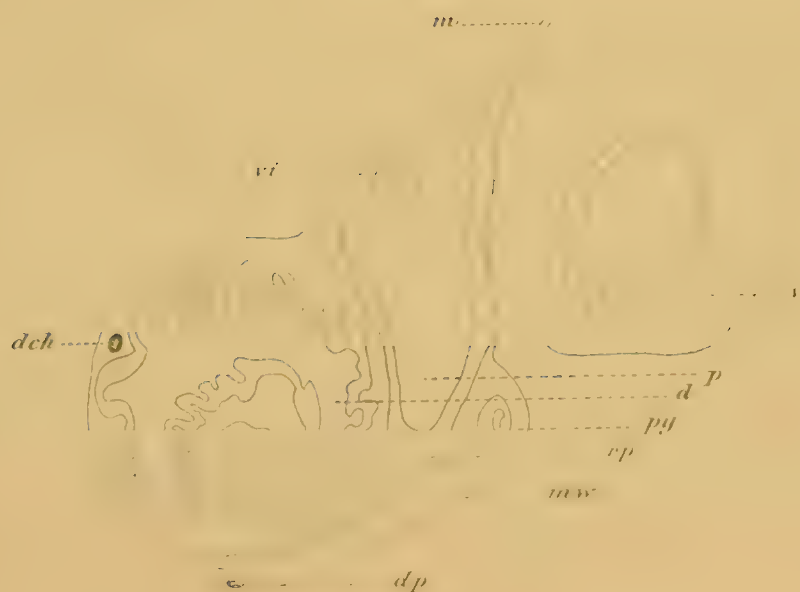
Fig. 11.



Fig. 9.



Fig. 12.



Lichtdruck d. kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg

lage auf dem Querschnitt und erkennt, wie die Falte von oben her sich in das Darmlumen einsenkt und die Seitenränder des sichelförmigen Darmquerschnittes dementsprechend nach aufwärts abgebogen sind.

Zweitens verläuft nun das epitheliale Darmrohr nicht gerade gestreckt von vorne nach hinten, sondern beschreibt eine, mit dem Alter zunehmende Zahl von Spiralwindungen innerhalb des von der visceralen Peritonealumhüllung gebildeten Schlauches. Die Achse dieser Spiralwindungen fällt ungefähr mit der Längsachse des peritonealen Schlauches zusammen. Das Epithelrohr lagert sich dabei immer so, dass die eingebuchtete Wandfläche gegen das Centrum des von Mesenchym erfüllten Peritonealschlauches gewendet ist (vergleiche auch Fig. 5c) und die nicht eingebuchtete Fläche gegen dessen Peripherie, wobei sie unter Verdrängung des Mesenchyms mehr oder weniger nah gegen das Peritoneum hin zu liegen kommt. An plastischen Modellen sieht das epitheliale Rohr aus wie eine Wendeltreppe. Von den Windungen derselben wäre selbstverständlich, wenn man das ganze Darmrohr in der Leibeshöhle betrachten könnte, nichts zu bemerken, da das Mesenchym die Unebenheiten des Epithelrohres gleichmässig ausfüllt. Der Spiraldarm würde, wie beim erwachsenen Tier, von aussen betrachtet als ein gestreckt verlaufendes Rohr erscheinen.

Diese beiden Erscheinungen, die rinnenförmige Abbiegung und der spiralig gewundene Verlauf des Epithelrohres machen sich im Bereich der Pankreasanlage bemerkbar. Fassen wir zuerst den Einfluss der spiraligen Drehung des Darmes ins Auge und betrachten wir denselben sogleich bei dem ältesten Embryo des Stadium IV, von welchem in Fig. 5a—c drei Querschnitte aus der Pankreasregion dargestellt sind. Die spiralige Drehung, die nach Art einer rechts gewundenen Schraube verläuft, ist, wie oben mitgeteilt wurde, im vorderen Abschnitt

des Spiraldarmes im Gegensatz zu hinten eine lang gezogene. Wir sehen daher, wenn wir die vorderste Drehung von hinten nach vorne verfolgen, sechs Somiten hinter dem Pankreas den Wulst der Spiralklappe von rechts kommen, das sichelförmige Lumen des Darmes öffnet sich nach rechts, es steht mit seiner Hauptrichtung senkrecht. Eineinhalb Somiten weiter vorne kommt der Wulst von unten, die Konkavität der Sichel sieht nach abwärts. Wiederum nach einem Somiten ist eine weitere Viertelsdrehung erfolgt, der Wulst kommt von links, nach zweieinhalb Segmenten endlich kommt er von links und oben und in dieser Stellung bleibt er über eine längere Strecke ($2^1/_3$ Somiten) liegen, indem er nur ganz unmerklich gegen die dorsale Richtung sich verschiebt. So treffen wir nun unmittelbar hinter dem kaudalen Anschnitt des Pankreas in Fig. 5c den mit mw bezeichneten Wulst der Spiralklappe in dorsaler Lage und noch etwas links. Das sichelförmige Darmlumen sieht mit seiner Konkavität nach oben und etwas nach links. Wenn nun die Drehung im Bereich des Pankreas im gleichen Sinne wie bisher weiter geht, so müssen wir weiter vorne den Wulst rein dorsal vorfinden und noch weiter vorne rechts und dorsal und schliesslich rechts. Das ist nun in der That der Fall. Wie Fig. 5a zeigt, steht das spaltförmige Darmlumen quer, der Wulst kommt von oben und schon ein wenig rechts. Weiter vorne auf nicht abgebildeten Schnitten nimmt es eine schiefe Stellung ein, ähnlich wie in Fig. 4a und b. Der Spiralwulst verliert sich alsdann, der Darm dreht sich aber im bisherigen Sinne weiter, bis sein spaltförmiges Lumen wieder senkrecht steht und er damit zu seiner ursprünglichen Stellung zurückkehrt. Es beschreibt also der Darm im Bereich der Pankreasanlage noch reichlich eine Viertelsdrehung, welche zweifellos eine Fortsetzung der im Bereich des wohlausgebildeten Klappendarmes vorhandenen Touren ist und als Ende derselben angesehen werden muss. Im vorliegenden

Stadium geht sogar die Drehung nach vorne zu noch um eine Achtelstour über die ursprüngliche Vertikalstellung hinaus, indem sich das Darmrohr vor dem Pankreas und vor der Mündung des Gallenganges auf die Länge eines Somiten in der Weise schräg stellt, dass sein oberes Ende nach rechts und oben gewendet ist. Alsdann stellt es sich wieder in die Vertikale ein. Sehen wir von dieser vor dem Pankreas gelegenen Achtelsdrehung ab und betrachten uns die im Bereich des Pankreas vorhandene Viertelsdrehung, so finden wir in derselben eine Erscheinung, die uns schon von der Schilderung der Drüsenentwickelung her bekannt ist. Es ist das jene oben (pag. 110 und 118 f.) ausführlich beschriebene Verschiebung, durch welche der dorsale Darmumfang mit der Pankreasmündung nach links verlagert wird und durch welche der ursprüngliche Ventralrand des Darmes mit der Mündung des Ductus vitello-intest. und des Gallenganges nach rechts zu liegen kommt, wie Fig. 5a für den ersteren zeigt.

Ein Blick auf die jüngeren Stadien der Fig. 6a und b von Pristiurus und Fig. 3 und 4a und b von Torpedo zeigt, wie diese Drehung sich ganz allmählich und zwar in der Richtung von hinten nach vorne vollzieht. Die gleiche Verlagerung der Pankreas- und Lebermündung ist auch bei anderen Wirbeltieren beobachtet worden. Nur wenige Autoren haben hiefür eine Erklärung versucht und unter diesen hat meines Wissens nur Stoss als Ursache dieser Verlagerung bei Säugetieren eine Achsendrehung des Duodenums angegeben. Bei unsern Selachiern lässt sie sich, wie gezeigt wurde, auf eine durch die Entwickelung der Spiralklappe bedingte, spiralige Drehung des gesamten Mitteldarmes zurückführen.

Als zweiten Faktor bei der Entwickelung des Spiraldarmes haben wir eine rinnen- oder hohlziegelartige Verbiegung des epithelialen Darmrohres kennen gelernt. Auch durch diesen Vorgang des Darmrohres wird das Pankreas

beeinflusst. Nehmen wir einmal an, dass an der Stelle der Figur 5 b, welche die Pankreasmündung im Anschnitt darstellt, nichts weiteres stattgefunden habe, als eine Drehung des Darmes aus der vertikalen in die quere Stellung, dann müsste das Pankreasrohr, wenn es die Drehung mitgemacht hätte, ohne sich selbst zu krümmen, von seiner Mündungsstelle aus auf dem Querschnitt in querer Richtung gerade gestreckt nach links verlaufen. Man denke sich nur den Darmquerschnitt der Fig. 2a und 2b oder 3a in die horizontale Stellung gebracht, so hat man diese Verlagerung vor Augen. Statt dessen sehen wir nun in Fig. 5b das Pankreasrohr im Bogen nach rechts und oben sich krümmen. Man erkennt nun ohne weiteres, dass diese Krümmung des Pankreasrohres nichts anderes ist, als ein Übergreifen der rinnenartigen Darmkrümmung auf das Pankreas. Die Drüsenanlage stellt vor ihrer Abschnürung vom Darm einen Teil des Darmrohres selbst dar (vgl. pag. 94) und nimmt so teil an der Verbiegung des letzteren. Die Verbiegung beschränkt sich dabei nicht auf den jeweiligen rinnenförmigen Teil der Pankreasanlage, sondern greift auch auf den abgeschnürten vorderen Abschnitt allmählich über, sie entwickelt sich ebenfalls in der Richtung von hinten nach vorne und steigert sich, wie früher (pag. 111) geschildert wurde, mit der Ausbildung der Spiralklappe. Wenn man die Pankreasrinne mitsamt dem Darmrohr der Fig. 5b oder 3b und 4b als einen einheitlichen primitiven Darmabschnitt auffasst, der sich erst nachträglich in Drüse und definitives Darmrohr zerlegt, dann kann man noch einen Schritt weiter gehen und die Falte, welche sich von rechts her in das Lumen dieses Rohres einstülpt, als eine primitive Spiralklappe ansehen. Sie bildet ja die Fortsetzung der eigentlichen Spiralklappe nach vorne und verhält sich auch sonst wie diese, nur dass sie, der stärkeren Ausdehnung des primitiven Darmrohres entsprechend, voluminöser gebildet ist. Sie bleibt in ihrer ganzen Ausdehnung

nicht als Spiralklappe erhalten, sondern nur ihr ventraler, in das definitive Darmlumen vorragender Teil. Der obere Teil dagegen geht schrittweise von vorne nach hinten verloren mit der fortschreitenden Abschnürung des Pankreas vom Darme. Indem an der jeweiligen Abschnürungsstelle der Pankreasrinne vom Darm ein Durchbruch der epithelialen Verbindung auftritt, verliert sich jener Teil des Wulstes und drängen sich die freiwerdenden Mesenchymzellen nach links hinüber zwischen Pankreasrohr und Darm hindurch und konfluieren mit dem übrigen Mesenchym. Wenn es gestattet ist, diese ontogenetischen Zustände phylogenetisch zu deuten, so kommt man zu dem Schlusse, dass bei denjenigen Vorfahren der Selachier, welche noch kein Pankreas besassen, das für die Drüse bestimmte Material in einem dorsalen Abschnitt des Darmes selbst gelegen war, dessen Zellen vielleicht mit spezifischer, sekretorischer Funktion ausgestattet waren. Dieser Teil des Darmes wird eine wohl ausgebildete Spiralklappe besessen haben, welche sich zwischen die beiden Abschnitte des Darmlumens, den pankreatischen und den nicht pankreatischen Teil, einschob und jedem dieser beiden Lumina eine seiner Flächen zuwandte. Mit dem phylogenetischen Auftreten eines selbständigen, vom Darm abgeschnürten Pankreas wurde dieser orale Teil der Spiralklappe infolge des Wegfallens eines grossen Stückes des Darmquerschnittes verkleinert.

Sehen wir nun ab von diesen phylogenetischen Spekulationen, so hat sich aus den mitgeteilten Thatsachen ergeben, dass nicht nur die Drehung des Spiraldarmes, sondern auch die seitliche Krümmung desselben auf die Entwickelung des Pankreas von Einfluss ist. Diese Beeinflussung äussert sich in der seitlichen Abbiegung der dorsalen Pankreasanlage nach rechts hin, ein Verhalten, das auch bei den höheren Wirbeltieren beobachtet wurde und dort

insofern von Bedeutung ist, als es zur Verschmelzung der dorsalen mit der rechten ventralen Drüsenanlage führt. Bei Selachiern kann ein solcher Endeffekt infolge des Mangels eines ventralen Pankreas — worauf ich noch zurückkommen werde — nicht eintreten. Der Vorgang der Abbiegung des dorsalen Pankreas besteht aber schon und lässt sich hier ursächlich klarlegen als eine Folge der Entwickelung des Spiraldarmes.

C. Über die spätere Entwickelung des Pankreas.

Nachdem wir das Pankreas bis zur vollendeten Abschnürung der Drüsenanlage vom Darm verfolgt haben, muss noch die Differenzierung des Rohres zur fertigen Drüse dargestellt werden, mit besonderer Berücksichtigung der Verlagerung ihres Ausführungsganges und derjenigen des Gallenganges[1]).

Bei einem Embryo von Scyllium canicula mit 77 Rumpf-Somiten hat sich die Drüse in ihrem Grössenverhältnis gegenüber dem Stadium IV kaum geändert, dagegen erscheint sie nicht mehr dorso-ventral, sondern seitlich abgeplattet. Dem entsprechend stehen jetzt auch die spaltförmigen Lumina beider Drüsenquerschnitte (Fig. 7 pd und ps auf Taf. XIV) nicht mehr horizontal, wie in Fig. 6a, sondern schräg nach aus- und aufwärts und zwar unter einem Winkel von nicht ganz 90° zu einander. Die Zweiteilung erstreckt sich jetzt im Gegensatz zu Stadium IV über die ganze oro-kaudale Ausdehnung der drüsigen Anlage.

Einen beträchtlichen Fortschritt in der Entwickelung hat der Ausführungsgang der Drüse genommen. In dem Stadium IV

---

1) Es sollen nicht sämtliche Embryonon, welche zur Untersuchung kamen, im einzelnen hier geschildert, sondern nur diejenigen Altersstufen, bei welchen merkliche Differenzen zu Tage traten, herausgegriffen werden.

der Fig. 6a und 6b noch ein kurzes, nur über einige Schnitte sich erstreckendes, vertikales Verbindungsstück zwischen Drüse und Darm, dehnt er sich jetzt über eine beträchtliche Strecke aus. Er verläuft schräg nach hinten und ventral, und zwar erstreckt er sich von dem Schnitte der Fig. 7 an gerechnet, wo er gerade noch im Anschnitt (bei dp) getroffen ist, in kaudaler Richtung über ungefähr einen Rumpf-Somiten. Zugleich senkt er sich ventral bis zu einer Horizontalen, die ungefähr mit dem ventralen Ende des Spiraldarmes der Fig. 7 zusammenfällt. Auf diesem Verlaufe beschreibt er eine Spiralkrümmung in folgender Weise: Zuerst senkt er sich nach links etwa zur Höhe des unteren Viertels des Spiraldarmes, indem er an dem kaudalen Umfang des in Fig. 7 bei rp noch abgebildeten Leibeshöhlendivertikels vorbeigeht, dann biegt er nach rechts ab, um in das ventrale, hier bereits nach links abgebogene Ende des Spiraldarmes sich einzusenken. Auf diesem ganzen Wege schlingt er sich um die linke und ventrale Cirkumferenz des Spiralwulstes herum und ist durch dieses Mesenchymgewebe bis kurz vor seiner Mündung von dem Darmepithel geschieden.

Der Ductus choledochus, dessen Entstehung an der Hand der Fig. 15 u. 16 (Taf. XVIII) beschrieben wurde, hat sich ebenfalls schon zu der ansehnlichen Länge von 2 Somiten ausgebildet. Von der Leberpforte aus geht er nach rechts und rückwärts und ganz allmählich ventralwärts, wobei er zuerst das pylorische Rohr an dessen ventralen Umfange kreuzt und sich dann zum oralen Teile des Spiraldarmes hinüber zieht, auf welchem Wege er in der Fig, 7 bei d. ch. abgebildet ist. An dessen ventraler Wandung angekommen, legt er sich dicht an das Darmepithel an und steigt so rechtsseitig am Darme langsam, immer kaudalwärts weiter ziehend, wieder empor bis nicht ganz zur halben Höhe seines dorso-ventralen Durchmessers, wo er einige Schnitte kaudal von der Mündung des Ductus pancreaticus endet. Auch hier ergiebt sich aus der Verlaufsrichtung der Teil einer Spirale,

welche sich in kaudaler Richtung nach rechts ventral senkt, dann um den ventralen Darmumfang herumläuft und sich auf der rechten Seite wieder dorsal erhebt. Er beschreibt somit dieselbe Krümmung, welche wir oben beim pankreatischen Gange beobachtet haben, nämlich die einer rechtsgewundenen Schraube.

An einem älteren, von mir nicht abgebildeten Scyllium-Embryo mit 86 Rumpfsomiten haben sich an den beiden ursprünglichen Hauptdrüsenschläuchen bereits Nebengänge gebildet. Der linke Hauptschlauch nämlich, welcher etwas weiter oral reicht, als der rechte, hat einen sekundären Tubulus getrieben, welcher an seiner dorsalen Seite entlang verläuft. Der letztere reicht nicht ganz bis zur Spitze des primären Schlauches. An jedem dieser linken Schläuche ist wiederum eine Seitenknospe im Entstehen begriffen, für welche ich wohl ein Lumen, aber noch keine Kommunikation mit dem Lumen der übrigen Drüse auffinden konnte. Der rechte Abschnitt des Pankreas hat sich in einen oralen und kaudalen Drüsenschlauch gespalten. Der orale reicht dem linken Lappen entlang nach vorne, der caudale erstreckt sich in horizontaler Richtung nach rückwärts. Beide sitzen an einem kurzen, gemeinschaftlichen Stumpfe. Für diese beiden wiederholt sich nun der Prozess des linken Lappens. Vor ihrem Zusammentreffen in dem gemeinschaftlichen Stumpfe giebt nämlich ein jeder einen dorsalen Nebenzweig ab, der ein deutliches Lumen und Kommunikation mit seinem Hauptaste besitzt. Sie laufen den Hauptästen parallel oral, beziehungsweise kaudalwärts, dicht an deren dorsale Cirkumferenz angelagert. Der kaudale Haupt- und Nebenschlauch des rechten Lappens bilden die Anlage eines, die Abgangsstelle des Ganges aus der Drüse nach hinten zu überragenden zipfeligen Endes.

In den Ausführungsgang münden nach wie vor die beiden Lappen der Drüse nebeneinander ein. Dieser proximale Teil

des Ausführungsganges ist erweitert, ein Verhalten, auf dessen Ursache ich noch zurückkommen werde.

Der nächstältere Embryo ist ein Pristiurus und gehört dem Ende des Stadium M von Balfour an (siehe Fig. 8, Taf. XV). Das Organ hat in allen Dimensionen zugenommen. Seine Länge beträgt eineinhalb Rumpf-Somiten. Die Drüsenschläuche sind sehr zahlreich und eng ineinander verschlungen, so dass deren Verfolgung nicht mehr möglich ist. Dabei hat sich aber doch die Zweiteilung des Organes erhalten. Im oralen Teile sind die Lappen sogar eine Strecke weit ganz von einander getrennt, wobei der linke vom rechten Lappen in etwas an Länge nach vorne zu überragt wird. Kaudal berühren sie sich mit ihren ventralen Rändern, ohne jedoch in einander überzugehen und schliesslich treten sie je mittels eines eigenen Ganges (d p s u. d p d in Fig. 8) zusammen zum gemeinschaftlichen Ausführungsgange.

Der kurze, kaudale Zipfel der Drüsenanlage des vorigen Stadiums ist inzwischen weiter in die Länge gewachsen und liegt hoch über dem nach abwärts sich senkenden Drüsenausführungsgange. Man kann auch jetzt noch verfolgen, dass es der rechte Lappen ist, der sich in den Zipfel fortsetzt.

Der Ausführungsgang, dessen Länge um einen halben Somiten zugenommen hat, schlägt der Hauptsache nach noch denselben Verlauf ein, der oben beschrieben wurde. Auf der Abbildung ist er über eine ziemliche Strecke längs getroffen (s. d p in Fig. 8). Bemerkenswert ist, dass Drüsenknospen sich auch hier anzulegen beginnen, wie eine solche bei K' im Querschnitt getroffen erscheint.

Der Ductus choledochus hat eine bemerkenswerte Modifikation seiner Verlaufsrichtung erfahren insoferne, als er von seinem Austritt aus der Leberpforte ab sich nun zunächst oral wendet (nicht wie früher kaudal), wobei er jedoch auch jetzt noch sich

nach rechts und ventral hinzieht. Er gelangt so zum oralen Ende des Spiraldarmes, das sich blindsackartig zu einer Kuppe nach vorne ausgestülpt hat. Um die ventrale Hälfte dieser Kuppe schlingt sich der Gang von der linken nach der rechten Spiraldarmseite hinüber, und jetzt erst nimmt er seinen früheren kaudalen Verlauf wieder auf. Er steigt während des letzteren langsam, entlang der rechten Darmcirkumferenz, vom ventralen Rande dorsal bis zur halben Höhe des dorsoventralen Darmdurchmessers empor, in welcher Lage er in der Fig. 8 (d. ch.) im Querschnitt getroffen ist, und mündet alsdann in dieser Gegend. Bei seinem Verlaufe rechts vom Darme legt er sich wiederum, (wie schon oben [pag. 127] geschildert) bis zur Mündungsstelle dicht an das Epithel des Darmes an. Die Mündungsstelle liegt von der Leberpforte ab, direkt gemessen, dreieinviertel Somiten, vom Scheitel der Schleife dreidreiviertel Somiten entfernt, so dass also der Scheitel eine halbe Somitenlänge oral von der Leberpforte liegt.

Die eben geschilderte Verlaufsrichtung behält der Ductus choledochus noch eine Zeitlang bei[1]). Der Bogen um die Kuppe des Spiraldarmes gewinnt noch an Länge, so dehnt sich bei einem Embryo von Pristiurus melanostomus mit 40 mm Länge diese Strecke von der Leberpforte bis zum Scheitel der Schleife über einen Somiten aus. Die Mündungsstelle des Ganges erfährt in späteren Stadien noch eine Verlagerung dorsalwärts, worauf ich später zurückkommen werde.

Bezüglich der oralen Abbiegung des Ganges dürfte es zweifellos sein, dass ihr eine mechanische Ursache zu Grunde

[1]) Später gleicht sich diese Biegung wieder aus, denn bei einem Acanthias-Embryo von 16 cm Länge und bei halbwüchsigen Scyllien, die ich makroskopisch präparirte, liess sich feststellen, dass der Gallengang von der Leberpforte direkt nach hinten und rechts verläuft. Der Grund liegt darin, dass die Leberpforte in späterer Zeit offenbar in Folge einer relativen Abnahme der Lebersubstanz nach vorne rückt, so dass sie vor der Kuppe des Spiraldarmes sich befindet.

liegt. Hiebei kommen zwei Möglichkeiten in Betracht. Einmal könnte die Leberpforte und damit die Austrittsstelle des Gallenganges aus derselben nach hinten rücken, vielleicht infolge einer Volumenzunahme dieser Drüse. Der Gang müsste dann an jener Stelle, wo er, am oralen Teile des Spiraldarmes vorbei, sich von links nach rechts hinüberzieht, in der Kuppe des Spiraldarmes ein Hindernis finden und sich als Schleife um dieselbe herumwinden. Die zweite Möglichkeit wäre die, dass die Leberpforte ihren Platz in der Leibeshöhle zu der kritischen Zeit nicht verändert, dass dagegen am oralen Teile des Spiraldarmes jene Kuppe zur Ausbildung gelangt, welche sich in den queren Verlauf des Ganges hineinstülpt und diesen an der betreffenden Stelle mit nach vorne zieht, so eine Schleifenbildung veranlassend. Es ergab sich aus der Zählung der Segmente, dass in jenen Exemplaren, welche für die Schleifenbildung in Betracht kommen, die Austrittsstelle des Gallenganges aus der Leber ihre Lage segmental ziemlich genau innehält, während dagegen der Scheitel der Schleife beziehungsweise die Stelle des oralen Endes des Spiraldarmes (mit der Einmündungsstelle des Ductus vitello-intestinalis) sich entsprechend der Schleifenausbildung nach vorne verschiebt. Sonach dürfte die Ursache in einem oralen Auswachsen des vorderen Spiraldarmendes zu suchen sein. Durch die beschriebene Schleifenbildung wird der ursprüngliche, einfach spiralige Verlauf des Ganges natürlich alteriert, wenigstens in dem Anfangsschenkel der Schleife. Am Endschenkel, d. i. von der Umbiegungsstelle bis zur Mündung behält der Gang den Verlauf der rechtsgewundenen Schraube bei.

Die bei dem vorigen Scyllium-Embryo erwähnte, ampullenartige Erweiterung am proximalen Ende des pankreatischen Ausführungsganges (s. pag. 129), findet sich auch bei dem vorliegenden Pristiurus-Embryo (Fig. 8 bei ap). Hier aber sehen wir das Lumen derselben erfüllt von einer Ansammlung eigen-

tümlich gebauter Zellen, welche sich auch in dem übrigen Teil des Ausführungsganges, sowie in dem übrigen Kanalwerk der Drüse vorfinden, wenn auch nicht in so dichter Anhäufung, wie dort. Diese Zellen befinden sich mehr oder weniger alle in dem Zustand einer regressiven Metamorphose. Wenn man ein zusammenhängendes Bild von dem Vorgang entwerfen will, der sich hier abspielt, so muss man davon ausgehen, dass die gleichen Zellen auch ausserhalb des Organes in den Gefässen und Mesenchymspalten sich vorfinden und dass sie hier grossenteils ein normales Verhalten zeigen. Diese Zellen sind von runder Form, besitzen einen kleinen, intensiv gefärbten Kern und einen gelblichen Zellenleib, der in seinem Aussehen mit dem der roten Blutzellen übereinstimmt. Wir werden diese Rundzellen daher als Vorstufen der roten Blutzellen, als Erythroblasten, bezeichnen dürfen. Von den fertigen roten Blutkörperchen, den Erythrocyten, die länglich sind, unterscheiden sie sich nur durch ihre kugelige Form.

Diese Zellen zeigen nun eine Reihe von Umwandlungsstufen sowohl ausserhalb, als innerhalb des Pankreas, wenn auch die Endphase des Prozesses hauptsächlich nur an den im Ausführungsgange gelegenen Zellen zu bemerken ist. Zuerst wird der ganze Kern intensiver färbbar und nimmt bei Tinktion mit Borax-Karmin ein tiefes, leuchtendes Rot an. Das Kerngerüst wird schrittweise undeutlicher, bis schliesslich der ganze Kern in eine dunkelrote, homogene Kugel umgewandelt ist. In anderen Fällen sieht man nur einen Teil des Kernes, etwa einen halbmondförmigen, peripheren Abschnitt desselben, in der beschriebenen Weise umgewandelt, während der übrige Kern abblasst; doch bin ich nicht sicher, ob es die gleiche Zellform ist, in der man diese Kernbilder ab und zu beobachtet. Der Zellenleib verliert dabei seinen (in Borax-Karmin gelblichen) Farbenton und erscheint häufig auch kleiner, als vorher. Des weiteren zerfällt dann die einheitliche Kernkugel in kleinere Kügelchen von verschiedener

Zahl und Grösse, die sich in den Zellleib zerstreuen. Man kann ab und zu beobachten, wie sich eine kleinere Kugel von der grösseren mittelst eines verbindenden Stieles ablöst und dabei auch eine Form zeigt, die auf eine zähflüssige Konsistenz hinweist. Es sieht in diesem Falle aus, als ob das Kügelchen von der grösseren Kugel abtropft. Dem Untergange des Kernes entsprechend erleidet auch der Zellleib weitere Veränderungen. Er grenzt sich gegen die Nachbarzellen undeutlich ab und erscheint wie zerbröckelt. Da man häufig auch die färbbaren Kügelchen nur von kleinen, ungefärbten Substanzmengen umgeben sieht, so darf man schliessen, dass auch Zellen selbst zerfallen. Wie es scheint, kommen auch färbbare Kügelchen frei vor. Doch ist dies schwer zu entscheiden, da die Hauptmasse, besonders innerhalb des erweiterten Abschnittes des Ausführungsganges, dicht zusammengedrängt liegt.

Was die Bedeutung des Vorganges anlangt, so machen es schon die geschilderten Strukturverhältnisse wahrscheinlich, dass Rundzellen aus den Gefässen durch das Mesenchym und die Pankreaswandung in das Kanalsystem der Drüse einwandern wobei sie dann, wie beschrieben, unter karyolytischen Erscheinungen zu Grunde gehen. Zur Gewissheit wird die Einwanderung durch die weitere Beobachtung von solchen Rundzellen innerhalb des Epithels. Speziell an der Wandung der Ampulle trifft man sie ausserhalb der Epithellage sowohl, wie zwischen den Epithelzellen in grösster Menge an und hier kommt eine teilweise Zerstörung des Epithels durch sie zustande. Man findet auch abgestossene Epithelzellen innerhalb der Ampulle vor. Am Anfangsteile des gemeinschaftlichen Ausführungsganges also findet offenbar die stärkste Einwanderung statt und diese bringt dann auch die öfter erwähnte, beckenartige Erweiterung des Kanals zustande. Der Vorgang der Durchwanderung selbst stimmt offenbar in seinem Wesen mit der von Stöhr und Rüdinger und anderen Autoren beschriebenen

Durchwanderung von Leukocyten auf freie Schleimhautoberflächen und in das Innere von Organen überein und dürfte es von Interesse sein, dass dieser bekannte Vorgang schon in embryonaler Zeit vorkommen kann. Zu einer dauernden Zerstörung des infiltrierten Gewebes kommt es in unserem Falle nicht.

Soweit mein Untersuchungsmaterial ein Urteil erlaubt, bildet der beschriebene Vorgang eine regelmässige Erscheinung während einer bestimmten Entwickelungsperiode des Pankreas. Ich fand bei sämtlichen untersuchten Embryonen (sechs Stück) von Scyllium canicula und Pristiurus melanostomus von einer Altersstufe von 86 Rumpfsomiten an (Scyll. can.) bis zu einer Körperlänge von 27—28 mm (Scyll. can.) entweder den Prozess in vollem Gange oder doch unzweideutige Merkmale seines Ablaufes. Es war nämlich bei vieren der Embryonen das Pankreas (wie in Fig. 8) von Rundzellen infiltriert, bei den zwei übrigen aber zeigte der Gang, wie in Fig. 9 auf Tafel XVI, die blasenartige Auftreibung, welche auf eine vorausgegangene Invasion von Zellen zurückgeführt werden muss.

Die weitere Ausbildung des Pankreas konnte ich an einem Embryo von Scyllium canicula mit 27 $^{1}/_{2}$ mm Länge (Fig. 9, Taf. XVI) verfolgen. Das Volumen des Organes hat erheblich zugenommen und im Innern stehen, wie die Figur zeigt, die Drüsenschläuche dicht gedrängt und eng in einander verschlungen. Man kann zwei getrennte Pankreaslappen jetzt nur mehr in einem ganz kurzen, oralen Abschnitt der Drüse erkennen. Hingegen ist in dem Verhalten der Ausführungsgänge die ursprüngliche, paarige Anlage des Organes noch ausgesprochen, denn das noch immer erweiterte, proximale Ende (bei a p) des gemeinschaftlichen Ausführungsganges (cfr. Fig. 8) gabelt sich nach wie vor in zwei dorsalwärts divergierende Äste, die Ausführungsgänge der ehedem getrennten Lappen. Der gemeinschaftliche Ausführungsgang selbst wurde in seinem proximalen Teile auf eine ansehn-

liche Strecke in das Bereich der Drüse hereingezogen, indem er hier eine dichte und breite Hülle von Drüsensprossen rings um sich herum getrieben hat. Bei dem Verlaufe des Ganges entlang der linken Cirkumferenz des Darmes nach ab- und rückwärts bringt es dieser Zuwachs mit sich, dass sich nun ein Teil des Pankreas linksseitig dem Darme anlagert (Fig. 9), während die Hauptmasse der Drüse nach wie vor dorsal vom Darm sich ausbreitet. Der ventral ziehende Pankreasteil verjüngt sich allmählich und lässt an seinem freien, spitzen Ende, das hier bis unter die halbe Höhe des Spiraldarmes herabreicht, den Ausführungsgang zu Tage treten. Der letztere beschreibt in kaudoventralem und etwas nach rechts gerichtetem Verlaufe die schon oben (pag. 127) beschriebene Spiralkrümmung von der linken zur ventralen Darmcirkumferenz. In einiger Entfernung von der Einmündung legt er sich dem Epithel des Darmes dicht an und mündet in die ventrale Wandung desselben ein.

Der früher (pag. 128) erwähnte, kaudale Zipfel hat sich zur Länge eines Somiten, der halben Länge des ganzen Pankreas, vergrössert und auch an Umfang entsprechend zugenommen.

Von Unwesentlichem abgesehen, haben wir hier schon definitive Zustände.

Schliesslich, bei einem Pristiurus-Embryo von 40 mm Länge, ist das Organ (vergl. Fig. 12 p auf Taf. XVI)[1]) eine seitlich komprimierte, dreieckige Platte, die etwas hinter der Leberpforte beginnt und sich von da zwischen dem vorderen Ende des Spiraldarmes (sp) und dem Magen (v) nebst pylorischem Rohre nach rückwärts ausdehnt. Sie liegt hierbei innerhalb eines kaudal offenen, zwischen den genannten Abschnitten des Verdauungstraktus befindlichen Peritonealraumes (Recessus peritonei, rp in Fig. 12),

[1]) Ich kann hier auf Fig. 12 verweisen, welche zwar von einem jüngeren Pristiurus-Embryo (s. pag. 138 Anm.) stammt, allein die in Rede stehenden Verhältnisse wieder giebt.

in welchen sie sich vom Dorsalgekröse aus vorstülpt. Man kann an der Platte zwei Flächen und drei Ränder unterscheiden. Die linke Fläche grenzt dorsal an den Magen, ventral an den Endabschnitt des pylorischen Rohres. Hier kommt das Pankreas auch mit der Milz in Berührung, die vom Scheitel der Magen-Pyloruskrümmung ab an dem Pylorusrohre entlang nach vorne verläuft. Ihr vorderes Ende trifft gerade mit dem hinteren des Pankreas zusammen, als ob es seine Fortsetzung wäre. Die rechte Seite der Pankreasplatte sieht der Hauptsache nach gegen die linke des Spiraldarmes. Rechts und dorsal wird die Drüse eine Strecke weit von dem sogenannten „inneren Dottersack" begleitet (fehlt auf Fig. 12). Der längste Rand der dreieckigen Platte ist dorsal gerichtet, und verläuft in ziemlich horizontaler Richtung von vorne nach hinten, vom oralen zum kaudalen Zipfel (siehe oben) der Drüse. Die zwei übrigen, ventral gelegenen Ränder konvergieren nach abwärts. Der ventro-orale ist der kürzeste und senkt sich steil nach abwärts, er trifft noch im Bereich des vorderen Drittels der Längenausdehnung des Organes mit dem ventro-kaudalen Rand zusammen. Bis zur völligen Ausbildung wächst das Organ in kaudaler Richtung noch mehr aus, wodurch der ventro-kaudale Rand an Länge noch beträchtlich gewinnt und nun in nur schwacher Neigung von hinten oben nach vorne unten zur ventralen Spitze sich hinzieht. Aus der Stelle, wo die zwei ventralen Ränder zusammentreffen (ventraler Zipfel), tritt der Ausführungsgang hervor. Diese Stelle der Drüse liegt unmittelbar hinter der Umbiegungsstelle des Pylorus in den Dünndarm. Der Ausführungsgang hat seine proximale Ausbuchtung im Innern der Drüse verloren, und es ist so zur Unmöglichkeit geworden, aus der Masse der längs- und quergetroffenen Rohrstücke den Anfangsteil des Ganges und dessen Gabelung aufzufinden, zumal diese Teile sich auch nicht durch besondere Grösse oder sonstige Beschaffenheit hervorthun.

Fig. 13.


V
VI
VII
VIII
IX
X
XI
XII
XIII
XIV
XV
XVI
XVII
XVIII
XIX
XX
XXI
XXII
XXIII
A
P
d
f'
h
H
au
vs
vu
dv

Fig. 14.


VIII
IX
X
XI
XII
XIII
XIV
XV
XVI
XVII
XVIII
XIX
XX
XXI
XXII
A
au
p
d
f'
deh
dh
f
vf'
v'
vs
vu
dv

Fig. 15.

VIII IX X XI XII XIII XIV XV XVI XVII XVIII XIX

A A
au
p
d d
f' vs
f
dh
v'
vf
vu
dv
au

Fig. 16.

IX X XI XII XIII XIV XV XVI XVII XVIII XIX XX XXI XXII XXIII

A A
au
p
d d
dch f' vs
dh
f
vf v
dv
vu
au

Während der im vorliegenden Abschnitt beschriebenen Entwickelungsperiode erfährt die Mündungsstelle des Ductus pancreaticus am Darm dem Anscheine nach eine beträchtliche Verschiebung in dorso-ventraler und besonders in oro-kaudaler Richtung, ebenso wie die Mündung des Ductus choledochus, wie aus der obigen Beschreibung der einzelnen Altersstufen zu ersehen ist. Dieser Vorgang soll nun zum Schluss noch im Zusammenhang dargelegt und die Frage erörtert werden, ob die Verschiebung eine reelle, durch Wanderung der Gangmündungen bedingte ist oder eine nur scheinbare, durch Verlagerung der Nachbarteile vorgetäuschte. Betrachten wir zuerst die Verlagerung der Gangmündungen in dorso-ventraler Richtung:

Schon in früheren Stadien hatten wir beobachtet, wie die Mündung der Gänge sich allmählich in der Weise verlagert, dass die Pankreasmündung nicht mehr von oben, sondern von links, und die Lebermündung nicht mehr von unten, sondern von rechts her in den Darm sich einsenkt und hatten diese Veränderung auf die mit der Bildung der Spiralklappe einhergehende Drehung des Darmes zurückgeführt. Diese Verschiebung der Gänge macht nun in späterer Zeit noch weitere Fortschritte und es lässt sich leicht verfolgen, dass sie auch dann noch durch die weiterschreitende Spiraldrehung des Darmes bedingt ist. Bei einem Scyllium-Embryo von 86 Rumpfsomiten (Fig. 10 mw auf Taf. XV) senkt sich im Bereich der Drüsenmündungen der flache Spiralwulst rein von der linken Seite her in das Darmlumen ein, während er bei den älteren Embryonen des Stadium IV (Pristiurus und Torpedo) noch von links und oben kam. Es hat sich also der Darm im Sinne der rechtsgewundenen Schraube weiter gedreht. Der Darmquerschnitt hat infolgedessen hier die Form einer nach links hin offenen Sichel. In die rechte Wand derselben mündet in halber Höhe der Ductus choledochus ein. In Fig. 10 (dch) ist er zwei Schnitte vor seiner Mündung getroffen. Am linken ventralen Ende, bei dp, eröffnet sich der Ductus

pancreaticus. Die beiden Drüsenmündungen haben sich also jetzt in der Weise verlagert, dass der ursprünglich ventrale Ductus choledochus jetzt schräg über dem Ductus pancreaticus gelegen ist.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung schreitet die Drehung des Darmes im Bereiche der Drüsenmündungen weiter. Der Spiralwulst springt von links unten nach rechts oben gegen das Darmlumen vor. Der Ductus choledochus mündet nach wie vor in halber Höhe der rechten Darmwandung, fünf Schnitte kaudal vom Ductus pancreaticus, dessen Einmündung durch den Schnitt der Fig. 11 (auf Taf. XV) vom Embryo der Fig. 8, aus dem Ende des Stadium M. Balfour, getroffen ist. Die Einmündung findet, wie die Abbildung zeigt, noch an derselben Stelle statt, nämlich an der Nische, welche das untere Ende des Spiralwulstes mit dem Darmrohre bildet. In den folgenden Embryonalstadien macht die bisher beschriebene Verlagerung der Teile noch weitere Fortschritte, wie der Schnitt der Fig. 12 lehrt[1]. Die Mündung des Ductus choledochus rückt am rechten Darmumfange in dorsaler Richtung vor.

Der Spiralwulst mw hat sich beträchtlich verlängert, verschmälert und hakenförmig nach links abgebogen. Seine Schleimhaut ist gefaltet, ebenso wie diejenige des übrigen Darmrohres. Der Ductus pancreaticus mündet jetzt nicht mehr links und ventral, sondern rein ventral in den Darm ein (zwei Schnitte hinter demjenigen der Fig. 12).

Bei einem nicht abgebildeten Pristiurus-Embryo von 40 mm mündet der Ductus choledochus endlich fast rein dorsal, gegenüber dem Ductus pancreaticus, und bei diesem Verhalten dürfte

---

1) Dieser Schnitt stammt von einem Pristiurus-Embryo, über dessen genaue Längenangabe ich leider nicht verfüge. Verschiedene Umstände berechtigen mich aber zu der Annahme, dass er 29 oder 30 mm gemessen haben dürfte.

es wohl weiterhin sein Bewenden haben, wie eine Untersuchung von ausgewachsenen Scyllien lehrte. Es haben sich also die Mündungsstellen der Gänge von der Zeit ihrer Anlage an bis zu einem Embryo von 40 mm um 180° verlagert. Der ursprünglich ventrale Lebergang mündet in den dorsalen, der ursprünglich dorsale pankreatische Gang in den ventralen Umfang des Darmes ein. Diese gesamte Verlagerung, welche sich schrittweise an den verschiedenen Altersstufen kontrollieren liess, ist lediglich als eine Folge der Drehung aufzufassen, welche der Spiraldarm bei seiner Entwickelung erfährt.

Wie in der Einleitung erwähnt, hat Laguesse die Verlagerung der Pankreasmündung von der dorsalen auf die ventrale Seite des Darmes schon gesehen. Die Ursache des Vorganges hat er aber nicht erkannt. Der Lebergang soll nach ihm seine ursprünglich ventrale Lage bis zu Embryonen von 35 mm beibehalten, also genau bis zu dem Stadium, in welchem der Pankreas-Gang nach ihm bereits ventral liegt. Diese Angabe trifft, wie aus meiner obigen Beschreibung hervorgeht, für die von mir untersuchten Objekte nicht zu. Sie zeigt übrigens, dass Laguesse an eine Drehung des Darmes als Ursache für die Verlagerung der Pankreasmündung auf die ventrale Seite nicht gedacht haben kann, denn durch eine Achsendrehung müssen beide Drüsengänge gleichzeitig und im gleichen Sinne ihre Lage ändern, wie es auch thatsächlich der Fall ist. In noch späterer Zeit, bei Acanthias-Embryonen von 55—80 mm, soll sich der Pankreasgang noch weiter von der ventralen auf die rechte Seite verlagern. Gleichzeitig soll die Mündung des Leberganges ebenfalls nach rechts gerückt sein. Für diese spätere Verschiebung giebt nun Laguesse eine Erklärung, indem er (pag. 103) sagt: „Es scheint der Darm infolge Verengerung (resserrement) der Touren der Spiralklappe eine Art Achsendrehung (torsion sur lui-même) zu vollziehen.“ Wie man aus diesem Citat ersieht, ist Laguesse hier ganz auf der richtigen Fährte

gewesen, hat dieselbe aber offenbar nicht weiter zurückverfolgt, sonst würde er zweifelsohne den ganzen Sachverhalt erkannt haben. Diese erwähnte Schlussdrehung des Pankreasganges von der ventralen auf die rechte Seite habe ich übrigens bei Pristiuren nicht gefunden; auch bei dem 40 mm langen Pristiurus-Embryo, der in Anbetracht der geringen Grösse dieses Squaliden einem Acanthias von 55 mm in der Gesamtentwickelung mindestens nicht nachstehen dürfte, mündet der Ductus pancreaticus nach wie vor ventral.

Wir wenden uns nun zu der Verlagerung der Gänge in kranio-kaudaler Richtung und gehen dabei wiederum von dem Torpedo-Embryo des Stadium IV und dem (p. 101 u. 111 f.) ausführlich geschilderten Rekonstruktionsbild der Fig. 16 (auf Taf. XVIII) aus. Hier herrscht noch die ursprüngliche Lagebeziehung der Gänge zu einander. Dorsal mündet das Pankreas, ventral, auf derselben Querschnittsebene, der Ductus vitello-intestinalis und unmittelbar vor dem letzteren, ebenfalls am ventralen Darmumfang, der Ductus choledochus. Die gleichen Verhältnisse, wie sie hier bei Torpedo vorliegen, fanden sich bei dem Pristiurus-Embryo desselben Stadiums (Stadiums IV) und der Figuren 6a und b (auf Taf. XIV). Auch im weiteren Verlaufe der Entwickelung bis zu dem ältesten Embryo von 40 mm verlagern sich die Mündungen des Ductus pancreaticus und des Ductus choledochus zu einander in kranio-kaudaler Richtung nicht mehr wesentlich. Bei einem Teil der Embryonen mündet der Lebergang einige Schnitte hinter dem pankreatischen, bei einigen auf demselben Querschnitt. Diese geringgradigen Differenzen mögen individueller Natur sein, wenn sie nicht lediglich durch die verschiedene Schnittrichtung bedingt sind. Eine auffällige und konstante Lageveränderung zeigen hingegen die beiden Drüsenmündungen zusammen zu der Eröffnungsstelle des Ductus vitell. in den Darm. Während im Stadium der Fig. 16 der letztgenannte Gang hinter dem Lebergange mündet, findet er sich bald darauf in derselben

Querschnittsebene mit diesem und zwar an dessen rechter Seite. Später treffen wir ihn dann schon etwas oral vom Lebergange und dementsprechend auch oral vom pankreatischen Gange. Von da ab lässt sich nun an einer kontinuierlichen Entwickelungsserie verfolgen, wie die Distanz zwischen den beiden Drüsenmündungen einer- und dem Ductus vitell. andererseits sich stetig vergrössert, bis sie bei dem von mir untersuchten, ältesten Embryo sich über 34 Schnitte, gleich der Länge von reichlich drei Somiten erstreckt.

Es frägt sich nun, rückt die Mündung des Ductus vitell. an den Drüsenmündungen vorbei nach vorne oder umgekehrt, rücken die Drüsenmündungen am Ductus vitell. vorbei nach hinten?

Was zunächst die letztere Möglichkeit anlangt, so könnte dieselbe nur dadurch verwirklicht werden, dass die beiden Drüsenmündungen sich in kaudaler Richtung vom Darme weiterhin abschnüren. Der schon früher mitgeteilte Umstand, dass bei älteren Embryonen der Ductus choledochus und pankreat. vor ihrer Mündung eine Strecke dicht am Darmepithel hinziehen, scheint in der That dafür zu sprechen, dass die Gebilde an der Darmwandung entlang in kaudaler Richtung in Abschnürung begriffen seien, wenngleich sich eine Abschnürungsrinne in diesen späteren Stadien nicht nachweisen lässt. Aber ein anderer Umstand spricht durchaus nicht zu Gunsten einer solchen Annahme. Wie erwähnt, trifft man die beiden Drüsenmündungen stets in nahezu der gleichen Querschnittsebene und müsste daher, wenn man eine kaudale Verschiebung derselben annehmen wollte, die Voraussetzung machen, dass beide Gänge bei ihrer Wanderung von Stadium zu Stadium immer mit einander fast gleichen Schritt halten, obwohl sie doch im übrigen von einander unabhängig sind, an fast gegenüberliegenden Stellen des Darmrohres münden und gar keine Ursache abzusehen ist, welche dieses Schritthalten regulieren könnte.

Ich habe nun versucht, der Sache auch hier wieder durch Zählung der Segmente auf den Grund zu gehen, und dabei ergab sich zunächst, dass man bei diesen älteren Embryonen zwei Perioden hinsichtlich der Verschiebungsvorgänge unterscheiden muss. Eine erste, die bis zu einem Embryo von 99 Somiten (Pristiurus) reicht und eine zweite, von da an, bis zu dem Embryo von 40 mm. In dieser zweiten Periode liegen die Dinge klarer und einfacher als in der ersten, und soll dieselbe daher zu vörderst besprochen werden. Bei den sämtlichen, im einzelnen sehr verschieden alten Embryonen dieser Entwickelungsperiode fallen die Mündung des Leber- und Pankreasganges auf das 15. Segment (s. Anmk. über Somitenzählung auf pag. 1). Dieser Umstand macht es aber sehr wahrscheinlich, dass während dieser Zeit die Drüsenmündungen auch wirklich an Ort und Stelle verharren, dass sie speziell nicht nach hinten rücken. Denn wollte man annehmen, dass das letztere der Fall sei, so müsste man die Hypothese machen, dass der Darm selbst sich nach vorwärts verschiebt und zwar von Stadium zu Stadium immer um genau die gleiche Strecke, um welche die Gangmündungen sich nach hinten abschnüren würden. Eine solche Annahme wird wohl niemand machen wollen. Während dieser zweiten Periode nimmt nun die Entfernung zwischen den Drüsenmündungen und derjenigen des Ductus vitell. zu, gerade so wie vorher. Wenn nun die ersteren nicht nach hinten sich verschoben haben, so muss der letztere nicht nur scheinbar, sondern in der That nach vorne gerückt sein und zwar um circa zweieinhalb Somiten, wie die Zählung der Segmente ergiebt. Seine Mündung rückt nämlich während dieser Zeit nach vorne von der Mitte des 14. Segmentes bis zum hinteren Ende des 11. Segmentes, woselbst sie dann bis zu dem ältesten Embryo verharrt. Was die Ursache für dieses Nachvorwärtsrücken anlangt, so wird man sich vorstellen müssen, dass die zwischen den Drüsenmündungen und der Eröffnung des Ductus vitell. gelegene Strecke der Darmwandung relativ beträchtlich gewachsen sei.

Zu der gleichen Annahme wurde ich schon oben auf anderem Wege geführt, nämlich bei Besprechung der Schleifenbildung des Gallenganges. Diese konnte nur durch ein Auswachsen des vorderen, kuppenförmigen Endes des Spiraldarmes erklärt werden, da eine Verlagerung des ganzen Darmes nach vorne aus anderen Gründen nicht anzunehmen war.

Vielleicht spielt übrigens bei dem in Rede stehenden Vorgange eine vom Hautnabel ausgehende Zugwirkung mechanisch eine Rolle. Während nämlich anfänglich der Dottergang bei Torpedo in ventraler Richtung aus dem Darme heraustritt, schlägt er später infolge des Nachvornerückens des Hautnabels mehr und mehr eine kraniale Richtung vom Darme zum Hautnabel ein. Man könnte sich also ganz gut vorstellen, dass infolge der Verschiebung des Hautnabels in der gedachten Richtung ein Zug am Dottergang ausgeübt wurde.

Betrachten wir nun die Verschiebungen während der ersten Periode. In derselben gehen die Drüsenmündungen gegenüber den Segmenten zurück und zwar um etwas mehr als viereinhalb Segmente, nämlich von der Mitte des 11. zum Ende des 15., der Ductus vitell. geht während dieser Zeit ebenfalls zurück, aber nur um nicht ganz drei Segmente, von der Mitte des 11. bis zur Mitte des 14. Dieses Verhältnis hat van Wyhe (8) schon richtig erkannt, indem er sagte: „Merkwürdigerweise rückt diese Einmündungsstelle allmählich scheinbar nach vorne (in Wirklichkeit weniger schnell nach hinten als die Ausmündung des Gallen- und Pankreasganges) und befindet sich bei Embryonen mit über 100 Myotomen vor der Einmündung des Ausführungsganges der Leber in den Darm.“ Es fragt sich nun, wie sind diese Thatsachen mit denen der zweiten Periode in Einklang zu bringen? Man muss es von vornherein als das Wahrscheinliche betrachten, dass auch in der ersten Periode das Gleiche stattfindet wie in der zweiten, dass nämlich die Drüsengänge an Ort und Stelle am Darme verharren, die Mündung

des Ductus vitell. aber vorrückt. Dass diese Lageveränderungen nicht ohne weiteres in die Augen fallen, liegt offenbar nur daran, dass sie durch eine gleichzeitige Rückwärtsverschiebung des gesamten Spiraldarmes maskiert werden. Die Gründe für diese meine Annahme sind z. T. dieselben, wie sie oben schon vorgetragen wurden, nämlich die Unwahrscheinlichkeit, dass die Drüsenmündungen bei ihrer Wanderung von Stadium zu Stadium gleichen Schritt halten sollen. Auch hat die vorgetragene Ansicht den Vorteil, dass sie für die zwei in Rede stehenden Perioden zu einer einheitlichen Auffassung der Entwickelung führt. Ein strikter Nachweis, wie für die älteren Stadien, lässt sich freilich hier (vom Ende des Stadiums IV bis zu Embryonen von 99 R. Somiten bei Pristiurus) nicht geben. Ist es aber richtig, dass die Gänge am Darme nicht nach hinten rücken, so muss der in ihrem Bereiche gelegene Darmabschnitt, wie aus den Lageverhältnissen zu den Segmenten hervorgeht, sich in toto nach hinten verschoben haben. Eine solche Rückwärtsverlagerung dieses Darmabschnittes wurde für eine frühere Entwickelungsperiode (Stadium I—IV) von mir thatsächlich nachgewiesen. Die Annahme, dass der gleiche Vorgang sich auch noch bis zu Embryonen von 99 R. Somiten erhalte, ist daher gewiss keine gewagte. Für jene frühere Zeit liess sich der Nachweis der Rückwärtsverschiebung leicht führen wegen des Verhaltens der Nabelarterie. Dieser Beweismoment ist für die spätere Zeit nicht mehr zu verwerten, und muss ich mich daher damit begnügen, meine Ansicht für die in Rede stehenden Stadien wenigstens wahrscheinlich gemacht zu haben.

An dieser Stelle soll zum Schluss noch darauf hingewiesen werden, dass Laguesse eine Rückwärtsverlagerung der ganzen Drüse erwähnt mit Rücksicht darauf, dass sie sich anfänglich vor, später hinter dem Ductus vit. int. befinde. Der Autor sagt, dass diese Verlagerung, „plus apparent que réel, est dû surtout au recul en masse de la région duodenal par le

fait de la croissance très rapide de la région stomacale". Nach meinen Untersuchungen, die sich auf Zählung der Segmente stützen, verschiebt sich die Pankreasanlage wohl in ganz früher Zeit, so lange sie noch breit mit dem Duodenum verbunden ist, mit dessen Rückwärtsverlagerung (s. oben) ebenfalls, wie das zu jener Zeit nicht anders sein kann; hinter den Ductus vit. kommt sie aber in diesen jüngsten Stadien selbstverständlich nicht zu liegen. Später, wenn sie bis auf den Ausführungsgang vom Darme sich emancipiert hat, behält sie dagegen ihre Lage bei. Ihr vorderes Ende wird im Bereiche des 11. Somiten gefunden, ca. vier Segmente hinter der Abgangsstelle (deren oralem Rande) der Art. umbil. von der Aorta. Nur ein einziger Embryo, bei welchem das orale Ende der Drüse zwei Segmente weiter hinten lag, machte hiervon eine Ausnahme. Hingegen wächst das kaudale Ende des eigentlichen Drüsenkörpers nach hinten aus, entlang der Vena subintestinalis. Ausserdem verlängert sich der ventrale Abschnitt des Organes, aus welchem der Gang hervorkommt, entlang diesem letzteren, was einfach darauf zurück zuführen ist, dass (s. oben) aus dem proximalen Abschnitte des Ganges nachträglich Drüsenknospen hervorsprossen.

Zum Schlusse teile ich mit, dass ich bei keinem meiner Embryonen ein ventrales Pankreas gefunden habe. Die Möglichkeit, dass ich eine solche Drüsenanlage etwa übersehen habe, ist bei der lückenlosen Entwickelungsreihe, die mir zur Verfügung stand, und bei der genauen Untersuchung, welche derselben zu Teil wurde, auszuschliessen. Ich glaube daher, aussprechen zu können, dass die Selachier ein ventrales Pankreas als solches nicht besitzen. In wieweit Laguesse berechtigt ist, die Leberausstülpungen der Selachier mit dem ventralen Pankreas der übrigen Wirbeltiere zu homologisieren, soll hier nicht näher erörtert werden. Die Frage liegt hier aus verschiedenen auch von Laguesse nicht übersehenen Gründen schwieriger als bei

Petromyzon. Keinesfalls aber kann ich dem genannten Forscher beistimmen, wenn er seine Homologisierung auf die Beobachtung stützt, dass die seitlichen Leberlappen später als das Pankreas entständen. Bei den von mir untersuchten Selachiern ist ausnahmslos das Umgekehrte der Fall, die Leberlappen legten sich früher an als das Pankreas, wie es Rabl für Pristiurus schon richtig angegeben hat.

Es erübrigt mir noch, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. J. Rückert, für die vielfache Unterstützung, welche er mir bei der Bearbeitung dieses von ihm gestellten Themas zu Teil werden liess, meinen verbindlichsten Dank abzustatten.

Litteraturverzeichnis.

1. 1867. A. Goette, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867.
2. 1875. Derselbe, Die Entwickelungsgeschichte der Unke (bimbinator igneus) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. Leipzig 1875, pag. 806—808.
3. 1878. F. M. Balfour, A Monograph on the development of elasmobranch fishes. London 1878.
4. 1879. A. Koelliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl., II. Hälfte, pag. 897—898.
5. 1888. Phisalix, Étude d'un embryon humain de 10 mm. Archives de Zoologie experimentale et générale, Sér. II, Tome II, pag. 318.
6. 1889. Laguesse, Développement du pancréas chez les poissons osseux. Comptes rend. hebd. de la Société de Biologie. 18. Mai 1889.
7. — Oppel, Beiträge zur Anatomie des Proteus anguineus. Schultzes Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 34, pag. 511 ff.
8. — J. W. van Wyhe, Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Exkretionssystems bei den Selachiern. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XXXIII, pag. 467, Anm. 1.
9. — Zimmermann, Rekonstruktion eines menschlichen Embryo. Verhandlungen der anat. Gesellschaft. Berlin 1889, pag. 139.
10. — Bonnet, Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891, pag. 143 u. 144.
11. — Goeppert, Die Entwickelung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVII, 1891.
12. — Laguesse, Structure du pancréas et pancréas intra-hépatique chez les poissons. Compt. rend. de l'Académie des Sciences. 23. Fevr. 1891.
13. — Rüdinger, Verhandlungen der anat. Gesellschaft, 1861, pag. 65.
14. — Stöhr, Über das Pankreas und dessen Entwickelung. Referat über den Verdauungsapparat. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet. Bd. I, 1891. Wiesbaden 1892, pag. 191.
15. — Stoss, Zur Entwickelungsgeschichte des Pankreas. Anat. Anzeiger. VI. Jahrgang, 1891. Nr. 23. 24, pag. 666—669.

16. 1892. W. Felix, Zur Leber- und Pankreasentwickelung. Archiv f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Jahrgang 1892, p. 281 ff.

16a. 1892. Stoss, Untersuchungen über die Entwickelung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen. Leipzig 1892.

17. — Hamburger, Zur Entwickelung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anat. Anzeiger, Jahrgang VII, pag. 707.

18. — v. Kupffer, Über die Entwickelung von Milz und Pankreas. Münchener mediz. Abhandlung, 36. Heft, 7. Reihe, 4. Heft, 1892.

19. 1893. Goeppert, Die Entwickelung des Pankreas der Teleostier. Morph Jahrbuch, Bd. XX, pag. 90—111, 1893.

20. — J. A. Hammar, Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren embryonalen Leberentwickelung. Arch. für Anat. u. Entwickelungsgeschichte (Physiologie) v. W. His. Jahrgang 1893, pag. 123—156.

21. — v. Kupffer, Über das Pankreas bei Ammocoetes. Münch. mediz. Abhandlung. 44. Heft, VII. Reihe, 5. Heft, 1893 und Sitzungsbericht der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München 1893, Heft II—III.

22. — Rabl, Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morphol. Jahrbuch, Bd. XIX, 1893, pag. 65 ff.

23. — Saint Remy, Recherches sur le développement du pancréas chez les oiseaux. Revue biologique du Nord de la France, pag. 449.

24. 1893. Derselbe, Sur le développement du pancréas chez les ophidiens. Compt. rend. de l'Académie des Sciences. T. CXVII, 1893, pag. 405.

25. — Derselbe, Recherches sur le développement du pancréas chez les Reptiles. Journal de l'anat. et de la physiol. 1893, pag. 730.

26. — Stöhr, Die Entwickelung von Leber und Pankreas der Forelle. Anat. Anzeiger, Jahrgang 8, 1893, pag. 205.

27. 1894. Laguesse, Développement du pancréas chez les poissons osseux. Journal de l'anat. et de la physiol., Année 30, 1894, Nr. 1. Janv.—Fevr.

28. — Derselbe, Développement du pancréas chez les Sélaciens. Bibliographie anatomique, Paris—Nancy N. 3, 1894, pag. 701.

29. — Derselbe, Structure et développement du pancréas d'après les travaux recents. Journal de l'anat. et de la physiol., 1894, pag. 591.

30. — Wlassow, Zur Entwickelung des Pankreas beim Schweine. Morph. Arbeiten von Gust. Schwalbe, Bd. IV, Heft 1, 1894, pag. 67—74.

31. 1895. Stöhr, Über die Entwickelung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei Rana temp. Morph. Jahrbuch, Bd. XXI, Heft 1, 1895, pag. 123 ff.

32. 1896. J. Rückert, Über die Spiraldarmentwickelung von Pristiurus. Verh. der anatomischen Gesellschaft Berlin. 1896.

33. — Derselbe. Über die Entwickelung des Spiraldarmes bei Selachiern. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. IV.

Erklärung der Abkürzungen.

A = Aorta.
ap = ampullenartige Erweiterung am proximalen Ende des pankreatischen Ausführungsganges.
au = Arteria umbilicalis oder Arteria omphalo-mesenterica.
C = Cölom.
ch = Chorda dorsalis.
d = Darm.
k^1 = Drüsenknospe am Ductus pancreaticus.
l = linker, gegabelter Teil der Pankreasanlage bei Torpedo occalleta.
m = Dorsalgekröse des Darmes.
mw = Mesenchymwulst, welcher die Grundlage der Spiralfalte bildet.
p = Pankreas.
dch = Ductus choledochus.
dh = Ductus hepaticus.
dp = Ductus pancreaticus.
dpd = rechter } Ausführungsgang der beiden Hauptlappen der Pankreasanlage.
dps = linker } Ausführungsgang der beiden Hauptlappen der Pankreasanlage.
dv = Ductus vitello-intestinalis.
dz = dorsal ausgezogener Teil (Zipfel) am oralen Teil des Spiraldarmes (s. vZ).
f = Falte, welche in der Medianebene die ursprünglich einheitliche Leberbucht in Gallenblase und Ductus hepaticus scheidet.
f^1 = Falte, die sich zwischen Darmlumen und Lebermündung einschiebt.
H = Herzanlage.
h = Leberanlage.
pd = rechter } Lappen der dorsalen Pankreasanlage.
ps = linker } Lappen der dorsalen Pankreasanlage.
py = pylorisches Rohr.
r^1 = neu hinzugekommener, durch unregelmässig gegabeltes Lumen ausgezeichneter Teil des Pankreas.
v = Magen.
v^1 = horizontale Verbindungsplatte zwischen dem kaudalen Teil der Leberanlage und dem proximalen der Dottergangmündung.
vg = Gallenblase.
vs = Vena subintestinalis.
vu = Vena umbilicalis oder Vena omphalo-mesenterica.
vZ = ventral zu einem Zipfel (Rinne) ausgezogener Teil des Spiraldarmes (s. dZ).
x, x^1 = Grenzmarken zwischen Darmlumen und Pankreasrinne.
* = Verlötungsstelle der Arteria mit der Vena umbilicalis.
— = Linie, schneidet die Fig. 9 in ihre zwei, aufeinanderfolgenden Schnitten angehörenden Unterabteilungen.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1—9. Querschnitte durch den Darm im Bereich der Pankreasanlage.

Fig. 1 a und 1 b. Von Pristiurus melanostomus. Stadium I (75 Rumpf-Somiten). Vergr. $^{190}/_{1}$. Tafel XI.

Fig. 1 a. Orales, abgeschnürtes Ende des Pankreas (Pankreas-Rohr).

Fig. 1 b. Pankreasanlage in Verbindung mit dem Darme, kaudal von 1 a (Pankreas-Rinne).

Fig. 2 a und 2 b. Von Torpedo occellata. Stadium I. Vergr. $^{127}/_{1}$.

Fig. 2 a. Orales Ende des Pankreas, in Abschnürung begriffen.

Fig. 2 b. Pankreas-Rinne, kaudal von Fig. 2 a.

Fig. 3 a und 3 b. Von Torpedo occellata. Stadium II. Vergröss. $^{127}/_{1}$. Tafel XII.

Fig. 3 a. Abgeschnürtes Pankreas-Rohr (oral), vor der Mitte der gesamten Pankreasanlage.

Fig. 3 b. Pankreas-Rinne, etwas hinter der Mitte der gesamten Pankreasanlage.

Fig. 4 a und 4 b. Torpedo occellata. Stadium III. Vergr. $^{127}/_{1}$.

Fig. 4 a. Pankreas-Rohr.

Fig. 4 b. Pankreas-Rinne, kaudal von Fig. 4 a.

Fig. 5a, 5b, 5c. Torpedo occellata. Stadium IV. Verg. $^{127}/_{1}$. Tafel XIII

Fig. 5 a. Pankreas-Rohr.

Fig. 5 b. Oraler Anschnitt der Mündung des Pankreas-Rohres, kaudal von Fig. 3 a.

Fig. 5 c. Kaudales Ende der Pankreasanlage.

Fig. 6 a und 6 b. Prist. melanost. Stadium IV. Vergr. $^{190}/_{1}$. Tafel XIV.

Fig. 6 a. Pankreas-Rohr, zeigt Zusammensetzung aus zwei seitlichen Abteilungen.

Fig. 6 b. Pankreasmündung.

Fig. 7. Scyllium canicula, älter als Stadium IV. Vergr. $^{190}/_{1}$, vorderer Teil der Anlage.

Fig. 8. Prist. melanost. Älter als Fig. 7, Ende des Stadium M von Balfour. Schnitt aus der vorderen Hälfte der Pankreasanlage, im Innern der letzteren Infiltration von Rundzellen mit Kerndegeneration. Tafel XV.

Fig. 9. Scyll. canic. Von 27,5 mm Körperlänge. Mündung der beiden Hauptlappen in den Ausführungsgang. Der letztere an dieser Stelle ampullenartig erweitert, aber ohne Rundzellen. Die Figur ist aus zwei aufeinander folgenden Schnitten in der Linie *—* zusammengestellt. Die obere Hälfte der Figur entspricht dem proximalen der beiden Schnitte. Tafel XVI.

Fig. 10—12. Halbschematische Querschnitte durch den Spiraldarm in der Höhe der Pankreasmündung. Tafeln XV und XVI.

Fig. 10. Scyll. canic. mit 86 Rumpfsomiten. Vergr. $^{60}/_{1}$.

Fig. 11. Embryo der Fig. 8. Vergr. $^{60}/_{1}$.

Fig. 12. Prist. melanost. mit ca. 29—30 mm Körperlänge. Vergr. $^{48}/_{1}$.

Fig. 13—16. Vier graphische Rekonstruktionen von Querschnittserien, auf die Medianebene projiziert, von der linken Seite aus gesehen. Schwarz: Leibeswandung, grün: Darmepithel nebst Drüsenanlage, rot: Arterien, blau: Venen. Vergr. $^{56}/_{1}$. Durch die Teilstriche der obenstehenden Skala werden die Schnitte angegeben, durch die römischen Ziffern die Rumpfsegmente.

Fig. 13. Torp. occ. der Fig. 2a und 2b (Stadium I). Tafel XVII.

Fig. 14. Torp. occ. der Fig. 3a und 3b (Stadium II). „ „

Fig. 15. Torp. occ. von Stadium III. Tafel XVIII.

Fig. 16. Torp. occ. von Stadium IV. „ „



Aus dem anatomischen Institut der Universität zu Göttingen.

EIN FALL VON MILCHLEISTE BEI EINEM MENSCHLICHEN EMBRYO.

VON

E. KALLIUS,
GÖTTINGEN.

Mit 17 Figuren auf Tafel XIX/XX.

Unter menschlichen Embryonen[1]), die dem hiesigen Anatomischen Institut in Müllerscher Flüssigkeit überwiesen wurden, fand sich ein eröffnetes Ei, das einen Embryo enthielt, dessen Kopf und Extremitäten abgebrochen waren, der aber sonst nicht schlecht erhalten zu sein schien. Man sah auch den Bruchstellen deutlich an, dass die Verletzungen erst nach erfolgter Fixierung und Härtung zustande gekommen waren. Die Kopfsteisslänge des Embryo, die sich natürlich nur annähernd bestimmen liess, betrug ca. 15 mm. Unterhalb der Bruchstellen der oberen Extremitätenanlage befand sich auf der rechten wie auf der linken Seite eine etwa 1,5 mm lange, deutlich hervorragende Leiste, die sich von der Umgebung auch durch ihre hellere Farbe scharf absetzte. Diese Leiste muss aus unten näher anzuführenden Gründen als Anlage der Milchdrüse aufgefasst werden.

Auf der rechten Seite des Embryo beginnt die leistenförmige Erhebung an der Seitenwand des Leibes ca. 0,25 mm unter dem unteren Rande der oberen Extremitätenanlage. Sie liegt ungefähr in der mittleren Axillarlinie, so weit man diese Bezeichnung überhaupt gebrauchen kann, und geht dann nicht genau parallel der Rückenkrümmung des Embryo, sondern ein

[1]) Die Embryonen stammen aus der Praxis des Herrn Dr. Fr. Merkel, Frauenarzt in Nürnberg, für dessen Freundlichkeit wir auch an dieser Stelle herzlichst danken.

wenig nach hinten abweichend in fast ganz gerader Richtung hinab, ungefähr 1,5 mm lang, um sich zum Schluss ziemlich allmählich in das Niveau der übrigen Körperoberfläche zu verlieren. Das untere Ende der Leiste ist demnach nicht so scharf gegen die Umgebung abgesetzt wie der Anfang.

Ihre Breite mag $^1/_3$ mm betragen. Sie ist im ganzen Verlaufe von derselben Ausdehnung, nur das kaudale Ende ist ein wenig zugespitzt. Irgend eine Anschwellung ist nicht zu sehen. Die Erhebung über das Niveau der seitlichen Thoraxwand ist schwer zu schätzen, sie kann vielleicht $^1/_5$ mm betragen, aber sie ist jedenfalls so stark, dass sie bei günstiger Beleuchtung einen ganz deutlichen Schatten wirft. Auf Photographien, die bei vierfacher Vergrösserung angefertigt wurden, tritt sie daher sehr scharf hervor. Nach solchen Photographien sind die Abbildungen 1 und 2 gezeichnet[1]).

Auf der linken Seite ist der Anfang der Leiste etwas weiter (ca. 0,5 mm) von dem unteren Ende der Extremitätenanlage entfernt. Auch hier beginnt sie ziemlich scharf abgesetzt, mit einer deutlichen Erhebung ebenfalls in der „mittleren Axillarlinie“ und verläuft genau in derselben Richtung wie rechts nach abwärts, um sich allmählich in der seitlichen Leibeswand zu verlieren. Ihre Ausdehnung beträgt auf dieser Seite aber ungefähr 2 mm. Sonst verhält sie sich ebenso wie die rechte Leiste.

Eine Fortsetzung dieser Leisten zur Inguinalgegend oder ein Auftreten eines ähnlichen Gebildes in dieser Region, war weder mit blossem Auge noch mit Lupenbetrachtung zu bemerken.

---

1) Um eine genaue Vorstellung von dem Alter und dem Aussehen des Embryo zu haben, ist der fehlende Kopf mit Hilfe der Normaltafel von His, (Anatomie menschlicher Embryonen mit Atlas) möglichst genau ergänzt und im Umriss hinzugegezeichnet worden.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

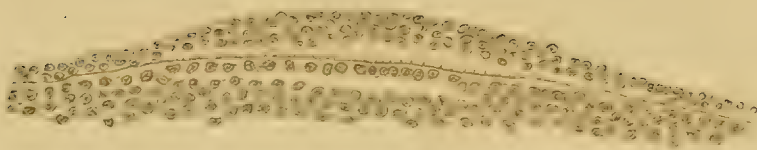


Fig. 4.

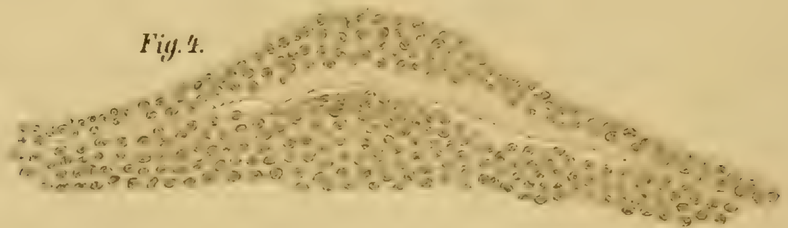


Fig. 5.

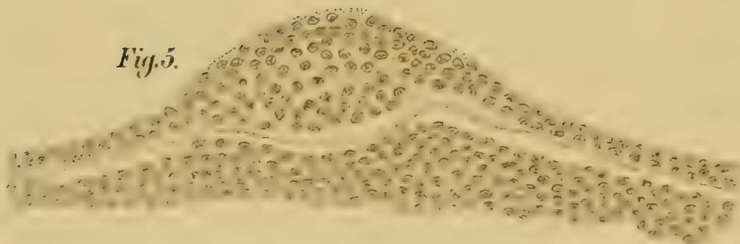
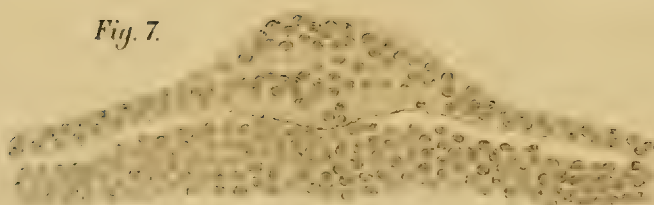


Fig. 6.



Fig. 7.



Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.

Fig. 8.

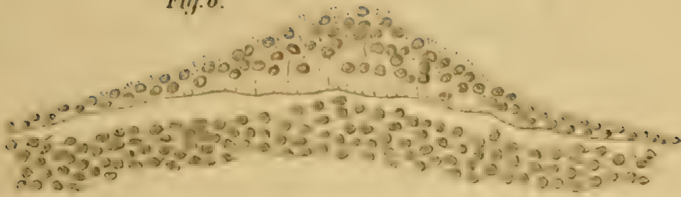


Fig. 9.

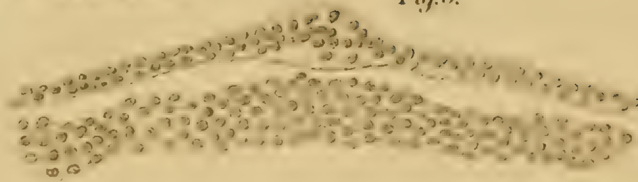


Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.

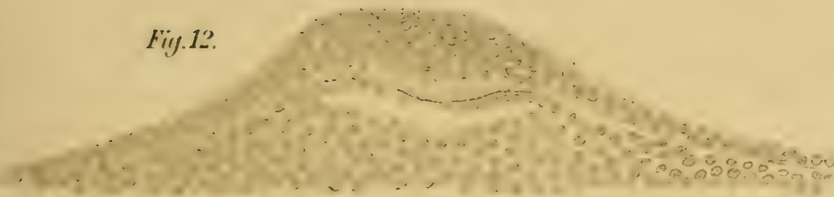


Fig. 13.

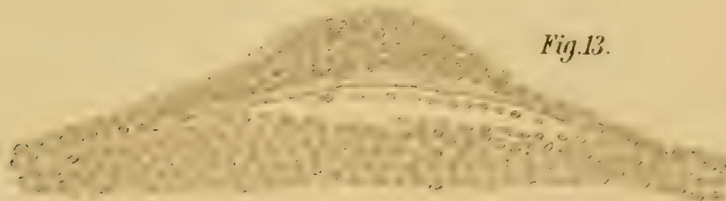


Fig. 14.

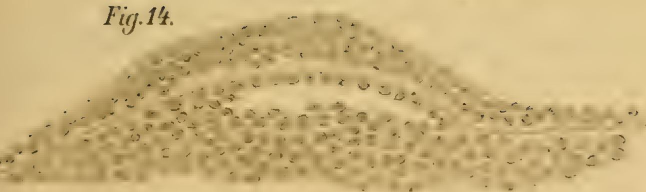


Fig. 15.

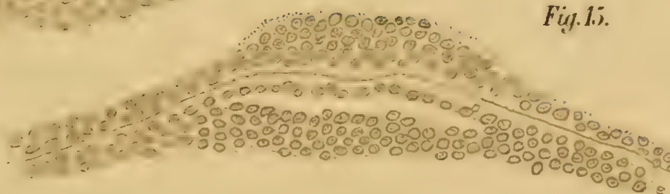
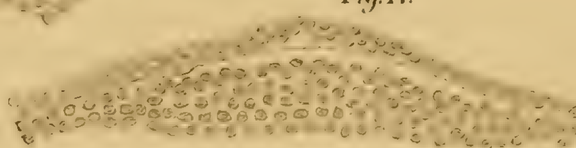


Fig. 16.



Fig. 17.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

Ehe ich auf diese Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung näher eingehe, müssen die Beobachtungen von Hugo Schmidt[1]) erwähnt werden, der an zwei offenbar ähnlichen menschlichen Embryonen folgendes beschrieben hat: „Zwei (menschliche Embryonen) möchte ich speziell erwähnen, da bei ihnen in der vorderen Axillarlinie eine ca. 1—2 mm weit nach abwärts zu verfolgende, durch eine hellere Färbung ausgezeichnete Linie zu sehen war, die möglicherweise eine kleine Milchleiste ist. Beide Embryonen haben eine Kopfsteisslänge von knapp 15 mm. Bei dem einen Embryo erwies die Linie sich links bei siebenfacher Vergrösserung als eine kurze, verhältnismässig dicke Erhebung, etwa wie ein Milchhügel bei 1,5 cm langen Schweineembryonen nach O. Schultze. Bei dem anderen war die Erhebung über das Niveau der Umgebung nicht so deutlich; da aber, wo man die normale linke Brustdrüsenanlage vermuten konnte, bemerkte man im Verlauf der Linie eine Zweiteilung derselben auf eine kurze Strecke, und zwischen beiden Teilstrecken eine kleine ovale Stelle, welche durch eine dunklere Färbung auffiel. Auf den rechten Seiten der Embryonen waren Bildungen von gleicher Deutlichkeit und Charakteristik nicht zu sehen, und in der Inguinalgegend fehlte überhaupt jede Andeutung einer Leiste.“

Die Ergebnisse seiner mikroskopischen Untersuchung werden für eine ausführliche Beschreibung in Aussicht gestellt. Obgleich diese bisher noch nicht erfolgt ist, schien die vorliegende Beobachtung dennoch veröffentlicht werden zu dürfen, da bei dem Interesse des Gegenstandes jede neue Thatsache von Wert ist, noch dazu da die eben citierten Darstellungen nicht ganz mit den meinigen übereinstimmen.

Dass Schmidt ähnliche Verhältnisse an den beiden Embryonen gesehen hat, wie sie der unsrige aufweist, scheint

---

[1]) Hugo Schmidt, Über normale Hyperthelie menschlicher Embryonen. Anatomischer Anzeiger, Bd. XI, pag. 702—711.

zweifellos. Bemerkenswert ist aber zunächst, dass bei seinen Embryonen die Leiste nur auf der linken Seite deutlich zu sehen ist, während sie bei unserm Embryo gleich klar auf beiden Seiten ist. Auf „die Zweiteilung der Linie“ etc. darf man wohl nicht näher eingehen, ehe nicht durch mikroskopische Untersuchung festgestellt ist, worum es sich handelt. Bei unserem Embryo war jedenfalls davon nichts zu beobachten.

Dann vergleicht Schmidt diese Bildung einem Milchhügel, wie ihn die von Schultze[1]) beschriebenen Schweineembryonen haben. Schultze gebraucht den Ausdruck Milchhügel aber gar nicht, den erst Bonnet[2]) für „primitive Zitzen“ (Schultze) vorgeschlagen hat. Die Bezeichnung Milchhügel kann auch nur auf das Stadium der Bildung der Milchdrüsenanlage angewendet werden, in dem eine makroskopisch deutliche Hervorragung und Anschwellung eines bestimmten Bezirkes im Verlaufe der Milchlinie vorhanden ist, kurz vor der Ausbildung der Milchpunkte.

Eine derartige Stelle war aber an unserem Embryo, wie oben erwähnt, nicht zu sehen. Dadurch unterscheidet er sich also von den Schmidtschen Embryonen. — Trotz dieser angeführten Verschiedenheiten handelt es sich jedoch, soweit man nach der vorläufigen Beschreibung von Schmidt urteilen kann, höchst wahrscheinlich um dieselbe Bildung.

Der Embryo wurde dann durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und horizontal als Serie geschnitten. Es zeigte sich, dass

---

1) O. Schultze. I. Milchdrüsenentwickelung und Polymastie. Sitzungsberichte der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. Jahrgang 92, pag. 77—85.

II. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Milchdrüsen. Verhandl. der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXVI, Nr. 6.

2) R. Bonnet. Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgegeben von Fr. Merkel und Bonnet, II. Bd., 1892, pag. 604—658.

die am Anfang aufgestellte Behauptung über den Erhaltungszustand des Embryo zu Recht bestand: er war für einen menschlichen Embryo auch bei mikroskopischer Betrachtung leidlich gut erhalten.

Die beschriebene leistenförmige Erhebung besteht, wie sich bei der Durchsicht der einzelnen Schnitte an den entsprechenden Stellen ergab, fast durchgehends als eine deutliche Epidermisverdickung. Nur an ihrem kaudalen Ende war die Epidermis sehr gering verdickt, und von der Unterlage abgehoben. Diese Abhebung konnte aber das makroskopische Bild kaum in nennenswerter Weise beeinflussen. Die an den Figuren 12—17 unter dem Epithel sichtbaren Spalten kommen erst gar nicht in dieser Hinsicht in Frage. Damit ist der etwa auftauchende Zweifel, ob diese Leiste nicht ein zufälliges Kunstprodukt ist, ganz sicher als unbegründet erwiesen.

Auf der rechten Seite des Embryo beginnt die Epithelverdickung bald nach dem Aufhören der Anlage der oberen Extremität deutlich zu werden, ungefähr entsprechend dem, was man nach dem makroskopischen Bilde erwarten konnte. Fig. 3 stellt einen Querschnitt aus dieser Gegend dar. Die Epidermis zeigt deutlich, wie an allen weiterhin zu beschreibenden Präparaten eine aus Cylinderepithelzellen bestehende Basalschicht; darauf liegt hier noch eine zweite Epithellage, deren Zellgrenzen nicht deutlich zu erkennen sind, die aber gewiss nicht von der gewöhnlichen Form abweichen. Fig. 4 zeigt den auf Fig. 3 folgenden elften Schnitt der Serie, der nun schon ganz deutlich eine cirkumskripte Verdickung des Epithels aufweist. Die Basallinie des Epithels verläuft gerade, ohne eine Einsenkung dieser verdickten Stelle erkennen zu lassen. Wie aus den Abbildungen 5, 6, 7 (dem 21., 27. und 36. Schnitt der Serie, wenn Fig. 3 den ersten darstellt) zu sehen ist, nimmt die Epithelverdickung immerfort zu, ohne dass ein Hervorragen über das bisher erreichte Niveau zustande kommt. Das kann aber nur möglich

sein, wenn diese Verdickung in die Tiefe des darunterliegenden Mesenchymgewebes eingesenkt wird, wie das an den eben erwähnten Abbildungen auch deutlich zu sehen ist.

Bis zu Fig. 7 hat die Breitenausdehnung der Epithelverdickung gegen Fig. 4 kaum zugenommen; letztere wird dadurch dorsal und ventral an der embryonalen Leibeswand scharf abgegrenzt. Jetzt hat die gesamte Anlage ihre höchste Entwickelung erreicht und in den folgenden Schnitten, von denen in Fig. 8, 9 und 10 der 43., 53. und 66. abgebildet ist, verschwindet die Verdickung ganz allmählich in der Weise, dass zuerst die Einsenkung in die Tiefe und dann auch die deutliche Abgrenzung gegen die daneben liegende Epidermis aufhört. Eine leichte, mehr diffuse Verdickung des Epithels ist noch auf weite Strecken an der Leibeswand in kaudaler Richtung hin zu verfolgen, viel weiter als die makroskopisch sichtbare Leiste reichte; sie verliert sich dann ganz allmählich erst in der Unterbauchgegend: zur Ausbildung einer wirklichen Leiste kommt es also nicht.

Die Schnitte durch die linke Körperwand des Embryo zeigen im allgemeinen ähnliche Verhältnisse, wie ein Blick auf die Fig. 11—17 lehrt. Die Verdickung der Epidermis erreicht wohl nicht ganz den hohen Grad, wie auf der rechten Seite, auch ist die Einsenkung in die Tiefe nicht auf eine so lange Strecke hin zu verfolgen, doch ist sie, wie Fig. 12 und die daneben liegenden Schnitte beweisen, deutlich. Die Verdickung, die ohne Ausbildung einer makroskopisch sichtbaren Leiste auf der rechten Seite beschrieben wurde, reicht auf der linken Seite nicht so weit herunter. Hier auf der linken Seite, wo die Einsenkung der Epidermis und die damit zusammenhängende stärkste Epidermisverdickung ganz cirkumskript ist, muss die weithin zu verfolgende Epithelverdickung ganz besonders auffallend sein.

Um nun einen möglichst genauen Überblick über die Leiste und die Epithelverdickung zu gewinnen, wurden Rekonstruktionen

der beschriebenen Gegend mit der Plattenmodelliermethode bei 60facher Vergrösserung gemacht. Diese demonstrieren sehr gut die geschilderten Verhältnisse, namentlich, wenn sie gegen das Licht betrachtet werden, da die verdickten Stellen undurchsichtig sind, die nicht verdickten dagegen das Licht durchscheinen lassen. In seiner Abbildung liess sich dies leider nicht wiedergeben.

Dass diese Leiste, die wir beschrieben haben, die erste oder doch eine sehr frühe Anlage der Milchdrüse sein muss, kann nicht zweifelhaft sein. Man braucht nur die Fig. 5 z. B. mit den Abbildungen von Schultze[1]) und Rein[2]) zu vergleichen. Irgend ein anderes Organ kann der Lage und der Art der Entwickelung nach gar nicht in Frage kommen. Abweichend von den früheren Beobachtern der Entwickelung der Milchdrüse beim Menschen ist allerdings die Ausbreitung über eine so beträchtliche Strecke der embryonalen Leibeswand hin und ihr frühes Auftreten zu einer Zeit, wo bisher noch bei keinem menschlichen Embryo die Anlage dieser Drüse gesehen wurde.

Wir haben somit auf jeder Seite des Embryo die Anlage der Milchdrüse in einer makroskopisch sichtbaren Leiste, die in den verschiedenen Abschnitten das erste Stadium der Entwickelung nach Rein (die hügelförmige Anlage) und sein zweites Stadium (die linsenförmige Anlage) zeigt. Nur aus einem verhältnismässig kleinen Abschnitt dieser Leiste kann die Milchdrüse werden, nämlich aus der Stelle, wo die Einsenkung der Epidermis in der Delle des Mesenchymgewebes liegt, der übrige Teil der Leiste hat mit der definitiven Drüse nichts zu thun, er wird sich also mit dem Fortschreiten der weiteren Entwickelung vollkommen zurückbilden müssen, wie dies auch bei den Schweineembryonen mit den

---

1) l. c. II., Fig. 13—17.

2) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 20, Tafel XXVIII, Fig. 5.

zwischen den Milchhügeln liegenden epithelialen Verdickungen der Fall ist.

Aus dem Grunde hat man zweifellos das Recht zu sagen, die vorliegende Leiste entspricht der Milchlinie, wie sie bei Tieren beschrieben ist (Schwein, Katze, Fuchs, Kaninchen, Eichhörnchen, Maulwurf), wenn ihre Ausdehnung auch nicht so gross ist. Sie ist bei diesem menschlichen Embryo nur im kranialen Teil erhalten: wir haben es hier nur mit dem Rudimente einer Milchleiste zu thun, wie es Bonnet in der oben erwähnten Arbeit [1]) vermutet hat.

Ob eine derartige Leiste bei jedem menschlichen Embryo, in der hier beschriebenen Ausbildung oder noch ausgedehnter vorkommt, das kann nur durch weitere Beobachtungen klargelegt werden, eine Diskussion darüber ist zwecklos. Wahrscheinlich ist aber, dass die Milchleiste auch beim Menschen eine schnell auftauchende und schnell verschwindende Bildung ist, wie die Beobachtung an diesem Embryo schon vermuten lässt, wo sie auf beiden Seiten ungleich ausgebildet ist, was bei den von Schmidt beschriebenen Embryonen in noch höherem Masse der Fall zu sein scheint.

Besonders wichtig für die Beurteilung, ob diese Leiste beim Menschen normal ist, wäre der Nachweis einer rudimentären Milchleiste bei Tieren, die nur pektorale oder nur inguinale Milchdrüsen besitzen; das ist jedoch bis jetzt noch nicht gelungen.

Auf einen Punkt muss der praktischen Bedeutung wegen noch hingewiesen werden. Bei unserem Embryo liegt der gut abgegrenzte Bezirk, der das linsenförmige Stadium der Anlage (Rein) aufweist, im kranialen Teil der Leiste (in Fig. 1 und 2 ist die Stelle durch einen schwarzen Punkt angedeutet worden), sodass sich von dieser Stelle aus die Leiste viel weiter kaudal

---

[1]) l. c. pag. 656.

als kranial erstreckt. Bei dem namentlich von Bonnet[1]) ausführlich erörterten Zusammenhang der Milchleiste mit der entwickelungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Erklärung der Hyperthelie und Hypermastie ist dieser Umstand wohl für die viel grössere Häufigkeit der kaudalwärts von der Hauptdrüse sitzenden accessorischen Drüsen und Warzen verantwortlich zu machen.

Durch den Nachweis der Milchleiste zu einer so frühen Periode der Entwickelung muss — soweit man nach dem einen Fall urteilen darf — nun auch die erste Anlage der Drüse in eine frühere Zeit des Embryonallebens verlegt werden als es bisher geschehen ist. Rein sagt: „Die ersten Spuren einer Brustdrüsenanlage konnte ich mit voller Gewissheit bei einem Embryo von 24 mm Länge konstatieren. . . . . Das Alter dieses Embryo, glaube ich, muss der zweiten Hälfte des zweiten Monats entsprechen. . . . Die Drüsenanlage selbst zeigt sich bei der Lupenbetrachtung als punktförmige, in dem Centrum eines kreisförmigen Hautabschnittes gelegene Erhebung."

Nach His[2]) ist unser Embryo ungefähr 30—34 Tage alt, steht also im Anfang des zweiten Monats, ist somit ca. vierzehn Tage jünger als der von Rein beschriebene.

Hoffentlich werden nun auch von anderer Seite genaue Angaben über diesen sehr interessanten Gegenstand gemacht. Wahrscheinlich ist es, dass nach genauem Zusehen bei manchem schon aufbewahrten Embryo hierüber Beobachtungen zu erhalten sind. Das Material des hiesigen anatomischen Institutes, und der Frauenklinik, dessen Durchsicht mir Herr Professor Runge gütigst gestattete, hat leider gar keine Ausbeute geliefert.

Göttingen, im Dezember 1896.

---

[1]) l. c. Dort ist auch die einschlägige Litteratur vollständig zu finden.
[2]) l. c. Normentafel.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Rechte Seite des menschlichen Embryo. Der Kopf ist im Umriss nach dem Embryo von entsprechender Grösse aus der Normentafel von His (Anatomie menschlicher Embryonen) eingezeichnet. Er ist bei vierfacher Vergrösserung gezeichnet. Unterhalb der oberen abgebrochenen Extremitätenanlage ist die Milchleiste. Die Stelle, von der die weitere Ausbildung der Milchdrüse vor sich gehen wird, ist mit einem Punkt bezeichnet. cf. Text Seite 162.

Fig. 2. Linke Seite des menschlichen Embryo, ebenfalls die Milchleiste zeigend. Vergl. sonst Fig. 1.

Fig. 3—10. Querschnitte durch die Leiste auf der rechten Seite des Embryo.

Fig. 3. Schnitt durch den Anfang der Epidermisverdickung am kranialen Teil der Leiste.

Fig. 4. Der elfte Schnitt der Serie (der in Fig. 3 abgebildete Schnitt ist als erster gezählt).

Fig. 5. Der 21. Schnitt der Serie. Die Einsenkung der Epidermisverdickung in das darunter liegende Gewebe ganz deutlich.

Fig. 6. Der 27. Schnitt der Serie.

Fig. 7. Der 36. Schnitt der Serie.

Fig. 8. Der 43. Schnitt der Serie.

Fig. 9. Der 53. Schnitt der Serie.

Fig. 10. Der 66. Schnitt der Serie. Nähere Beschreibung im Text, S. 159, 160.

Fig. 11—17. Querschnitt der Milchleiste auf der linken Seite des Embryo.

Fig. 11. Schnitt durch den kranialen Anfang der Leiste.

Fig. 12. Der elfte Schnitt der Serie (von dem in Fig. 11 abgebildeten gezählt).

Fig. 13. Der 21. Schnitt der Serie.

Fig. 14. Der 27. Schnitt der Serie.

Fig. 15. Der 37. Schnitt der Serie.

Fig. 16. Der 57. Schnitt der Serie.

Fig. 17. Der 67. Schnitt der Serie.

Die Abbildungen 3—17 sind bei 125facher Vergrösserung gezeichnet.

ZUR

ENTWICKELUNG DES VENENSYSTEMS

BEI DEM

MEERSCHWEINCHEN.

VON

DR. J. ZUMSTEIN,
II. PROSEKTOR AN DER ANATOMIE MARBURG.

Mit 19 Figuren auf Tafel XXI/XXX.

Im Anschlusse an meine Untersuchungen „Zur Anatomie und Entwickelung des Venensystems des Menschen" habe ich auch bei Tieren die Entstehung des Venensystems verfolgt, speziell beim Meerschweinchen.

Es kommen bei diesem Tiere verhältnismässig häufig Abweichungen von dem gewöhnlichen Venenverhalten vor, viel häufiger, als bei dem Menschen. So habe ich bei 20 untersuchten erwachsenen Meerschweinchen dreimal eine sogenannte Verdoppelung der unteren Hohlvene gefunden, ferner eine links von der Aorta gelegene Hohlvene und zwei Fälle, in denen sich die Vena femoralis sinistra ungefähr in der Mitte zwischen der Einmündungsstelle der Renalvenen und der Venae iliacae mit der Cava inferior vereinigte. —

Die untere Hohlvene des Meerschweinchens setzt sich ähnlich wie bei dem Menschen aus den Venae iliacae communes zusammen und diese letzteren entstehen aus den Venae femorales und hypogastricae. Nicht selten trifft man aber Abweichungen von diesem Zusammenfluss der Venen. Die Vena hypogastrica dextra mündet häufig in die Vena iliaca communis sinistra oder in die Vena sacralis media. Auch die Vena hypogastrica sinistra kann ab und zu nach rechts in die Vena iliaca communis dextra einmünden. Es existieren zudem häufig Verbindungen unter den Venen des kleinen Beckens; so kann die Vena hypogastrica dextra teils in die Iliaca communis dextra, teils in die Vena iliaca communis sinistra sich ergiessen.

In die Cava münden unregelmässig kleinere Lumbalvenen, dann gewöhnlich vor der rechten Nierenvene die Vena spermatica interna dextra. Die Vena spermatica interna sinistra geht regelmässig in die Vena renalis sinistra. Mit dieser vereinigt sich auch die Vena suprarenalis sinistra, während die Vena suprarenalis dextra direkt in die Cava inferior sich ergiesst.

Die obere Hohlvene setzt sich wie beim Menschen zusammen. In dieselbe mündet die Vena azygos, welche in den rechtsseitigen Spatia costotransversaria verläuft. Die Vena hemiazygos liegt in den Spatia costotransversaria der linken Seite und mündet direkt in den rechten Vorhof; sie geht dabei über den linken Pedunculus pulmonum.

Wie oben angegeben, habe ich dreimal eine Verdoppelung der Cava inferior des Meerschweinchens gefunden. Figur 1 stellt einen solchen Fall dar. Die Vena sacralis media mündet in die rechte Vena iliaca communis. Vor der Arteria sacralis media unterhalb der Teilungsstelle der Aorta verbinden sich wie gewöhnlich die beiden Venae iliacae communes. Von der linken Vena iliaca communis geht aber eine Vene nach oben hinter (dorsal) der Arteria iliaca communis hindurch. In der Nierengegend biegt sie etwas nach links ab und vereinigt sich mit der Vena spermatica interna sinistra. In die vereinigten Venen fliesst die Vena renalis sinistra, dann geht der Stamm vor der Aorta hindurch nach rechts, um sich mit der rechts von der Aorta verlaufenden Vene, der eigentlichen Cava inferior zu vereinigen. Diese nimmt kurz vorher die Vena spermatica dextra auf, und gegenüber der von links kommenden Vene die Vena renalis dextra, geht dann zur Leber und wie gewöhnlich zum rechten Vorhof.

Bei einem anderen Tiere (Figur 2) geht die rechte Vena hypogastrica nach links mit der Vena sacralis media zur Vena iliaca communis sinistra. Diese verbindet sich aber nicht mit der rechten, sondern geht unter der Arteria iliaca communis

sinistra hindurch nach oben, links neben der Aorta gelegen, nimmt weiter vorn die Vena renalis sinistra auf. Rechts von der Aorta verläuft der eigentlichen Cava inferior entsprechend das Blut der Vena femoralis dextra. Mit dieser vereinigt sich die Vena renalis dextra. Gleich nachher treten die beiden links und rechts von der Aorta verlaufenden Venen zusammen, ventral vor der Aorta. In die vordere Wand der Vereinigungsstelle münden die beiden Venae spermaticae internae. —

Der dritte Fall von Verdoppelung der Vena cava inferior verhält sich ziemlich gleich, wie dieser letztbeschriebene, sodass eine Wiedergabe der Skizze überflüssig ist. —

Der Fall von linksseitiger Cava inferior (Fig. 3) stammt von einem älteren, männlichen Tiere. Die übrigen untersuchten erwachsenen Tiere sind sämtlich Weibchen, von denen ich teilweise die Embryonen zu nachfolgender Untersuchung gewonnen habe. Die Vena iliaca communis dextra, die sich wie gewöhnlich aus der Vena femoralis und hypogastrica dextra zusammensetzt, geht nach links hinüber unter der Arteria iliaca communis sinistra durch und vereinigt sich hier mit der Vena iliaca communis sinistra zu einer links von der Aorta verlaufenden Cava inferior. Diese nimmt weiter vorn die Vena spermatica interna sinistra auf und dann die Vena renalis sinistra, mit welcher sich einige Lumbalvenen vereinigen. Dann geht die Cava vor der Aorta durch nach rechts, nimmt die Vena spermatica interna dextra auf und nachher die Vena renalis dextra. Der weitere Verlauf entspricht dem der gewöhnlichen Cava inferior.

Auch im Gebiete der oberen Hohlvene kamen bei diesem Tiere Abweichungen vor. Die Vena anonyma sinistra vereinigte sich nicht mit der Dextra, sondern ging direkt nach unten zum Herzen, indem sie noch die Vena hemiazygos aufnahm.

Zwei andere Fälle, Fig. 4 stellt einen derselben dar, zeigen eine hohe ungewöhnliche Vereinigung der Vena femoralis sinistra

mit der Cava inferior. Es gehen dabei die Venen der linken Kleinbecken-Hälfte nach rechts hinüber, vereinigen sich mit der Vena sacralis media, ebenso wie auch die Vena hypogastrica dextra sich mit ihr vereinigt; dann verbinden sie sich mit der Vena femoralis dextra zur Cava inferior. Die Vena femoralis sinistra steigt links neben der Aorta hinauf und geht erst 2 cm bei dem einen, 3 cm bei dem anderen Tiere, über der Teilungsstelle der Aorta in die Vena cava inferior. Sie läuft dabei ventral vor der Aorta nach rechts hinüber.

Bei dem zweiten hier nicht wiedergegebenen Falle geht von der Vereinigungsstelle der Vena femoralis sinistra mit der Cava inferior ein kleiner Venenast ab nach vorn zur linken Nierenvene. Die Vena spermat. int. sin. geht in die linke Nierenvene, die Vena spermat. int. dextra mündet in den Vereinigungswinkel zwischen Vena cava und Vena renalis dextra.

Die folgende Untersuchung über die Entwickelung der Venen des Meerschweinchens sind an einer Reihe von 40 Embryonen angestellt.

Die ersten Anfänge der Cava inferior fand ich bei Embryonen von Tieren, die 19 Tage nach dem Wurfe getötet wurden; das älteste Stadium meiner Untersuchung stammt von einem Embryo, der 31 Tage nach dem Wurfe dem Muttertiere entnommen wurde. Es ist bekanntlich erlaubt, bei dem Meerschweinchen die Trächtigkeitsdauer von dem Tage des letzten Wurfes an zu rechnen.

Die Embryonen wurden meistens in Pikrin-Sublimat, einige auch in Formolalkohol, oder in Formol-Müllerscher Flüssigkeit fixiert. Ich färbte die ganzen Embryonen in alkoholischem Borax-Carmin. Dem Alkohol, der zum Entwässern der gefärbten Embryonen diente, setzte ich gewöhnlich etwas Pikrinsäure zu. Dadurch erzielte ich eine sehr schöne goldgelbe Färbung der roten Blutkörperchen, sodass die Gefässe teilweise sehr leicht zu verfolgen

waren. Einige Embryonen färbte ich auch mit Cochenille-Alaun. Die Resultate dieser Färbung waren ebenfalls ganz befriedigend. Die durchgefärbten Embryonen zerlegte ich nach Einschmelzung in Paraffin in Querschnittserien von 15—20 Mikromillimetern. Dünnere Schnitte anzufertigen ist gerade für vorliegende Untersuchung nicht ratsam.

Zur Gewinnung eines klaren Einblickes in das komplizierte Verhalten der Venen fertigte ich Rekonstruktionsbilder in derselben Weise an, wie ich es an dem menschlichen Materiale meiner früheren Untersuchung ausführte. Die bei gleichbleibender Vergrösserung entworfenen Originalbilder sind in den beigegebenen Figuren so verändert, dass die jüngeren Embryonen etwas vergrössert, die älteren etwas verkleinert dargestellt sind.

Ich habe aus der Gesamtzahl der untersuchten Embryonen 15 herausgesucht, an welchen man hinreichend den Entwickelungsgang der Venen, speziell der Cava inferior, verfolgen kann, von diesen liegen die Rekonstruktionen in Fig. 5—19 vor. Ich werde dieselben der Reihe nach, — mit dem jüngsten anfangend — etwas genauer beschreiben und füge zur Orientierung über das Alter der Embryonen einige Angaben über den gleichzeitigen Entwickelungsgrad anderer Organe bei.

I. Embryo, 18—19 Tage alt, Fig. 5.

Die Extremitäten sind deutlich gebildet, aber noch nicht differenziert. Die sekundäre Augenblase zeigt sehr schön die Augenspalte mit einem hereinwachsenden Gefäss. Die Bronchen sind mehrfach verzweigt. Pankreas und Milzanlage deutlich. Das distale Ende der Nierenanlage hat sich noch nicht vom Wolffschen Gange getrennt. Der kurze Ureter zeigt an seinem obersten Ende noch keine Verzweigungen; er ist nur etwas erweitert. Es besteht noch die Kloake. Die Aorta besitzt noch beide Bogen in ungefähr gleicher Stärke.

Die rechte Nabelvene ist fast ganz verschwunden, die linke giebt noch einige Äste in die Bauchwand ab, bevor sie an die Leber herantritt (Fig. 5 U). Hier in der Leber vereinigt sie sich mit der Vena portarum. Am dorsalen Leberrande tritt ein Gefässlumen (Ci) etwas deutlicher und selbstständiger hervor. In dasselbe münden ausser Lebergefässen noch einige kleinere kapilläre Gefässe, die aus dem Mesoderm dorsal von der Leber her kommen. Dieses Gefässstämmchen vereinigt sich bald mit der Vena umbilicalis und Vena portarum; dann münden sie zusammen in den Sinus venosus. Der linke Leberlappen entsendet ein selbstständiges Gefäss zum Sinus venosus, wie solches auf Fig. 5 X links neben der Aorta angedeutet ist. Dieses Gefäss habe ich bei keinem anderen Embryo wieder gefunden, weder bei gleich alten noch bei älteren Stadien. Die Kardinalvenen (Cd, Cs) verlaufen zu beiden Seiten der Aorta von hinten nach vorn zu den entsprechenden Jugularvenen (Ju), mit welchen sie die Ductus Cuvieri bilden. Beide sind noch sehr stark und gleichmässig entwickelt, ihr Kaliber nimmt nach vorn hin stetig zu. Zu den Lebergefässen besitzen sie noch keine deutlichen Beziehungen. Ebenso sind auch noch keine grösseren Verbindungen zwischen den Gefässen beider Seiten vorhanden, wie dies Fig. 5 zeigt.

Als Beginn der Bildung der Cava inferior muss man wohl jenes Gefäss am dorsalen Leberrande ansprechen, welches noch einige Zuflüsse aus dem Mesoderm hinter der Leber bezieht. Es würde dies einigermassen der Fig. 8, Tafel 32, menschlicher Embryo von 14 mm, meiner früheren Untersuchung entsprechen; nur haben sich dort die Kardinalvenen schon teilweise zurückgebildet.

II. Embryo, Fig. 6, ca. 21 Tage alt.

Die Entwickelung der Organe steht teilweise hinter der des vorigen Embryo zurück. So zeigen die beiden Hauptbronchen

Fig. 1.

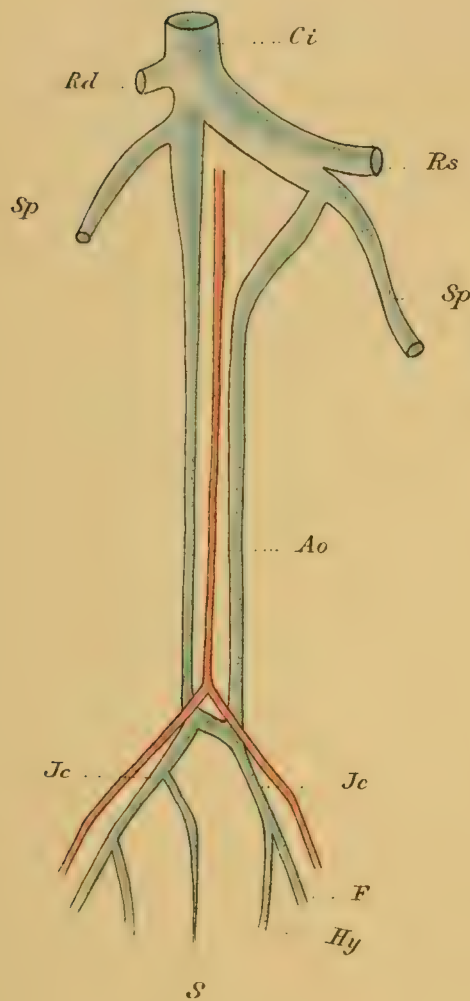
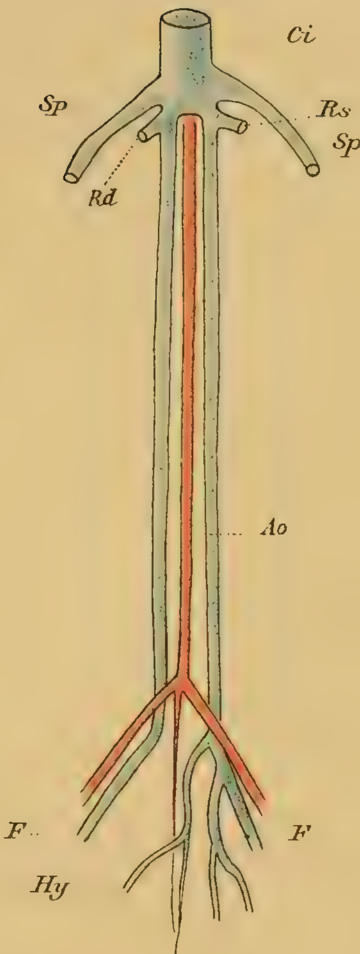


Fig. 2.



Lith. u. Druck d. kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 3.

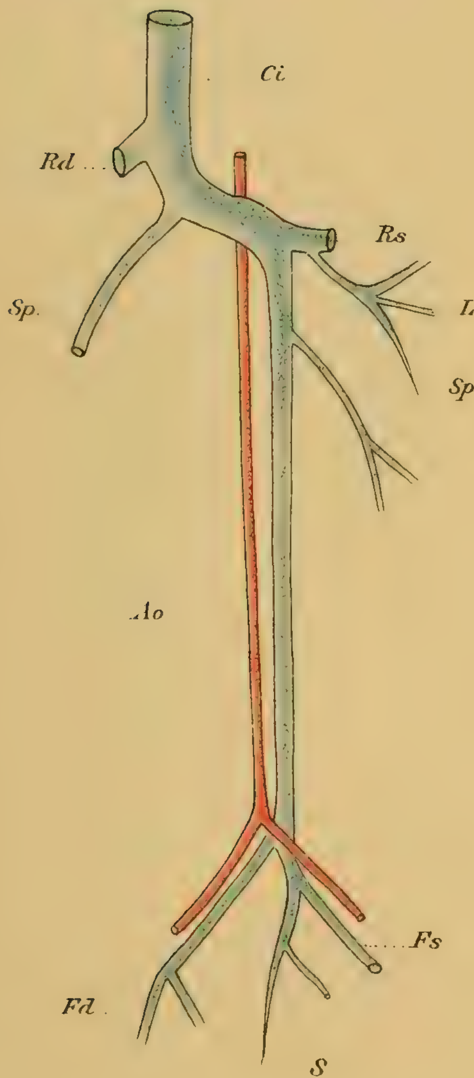
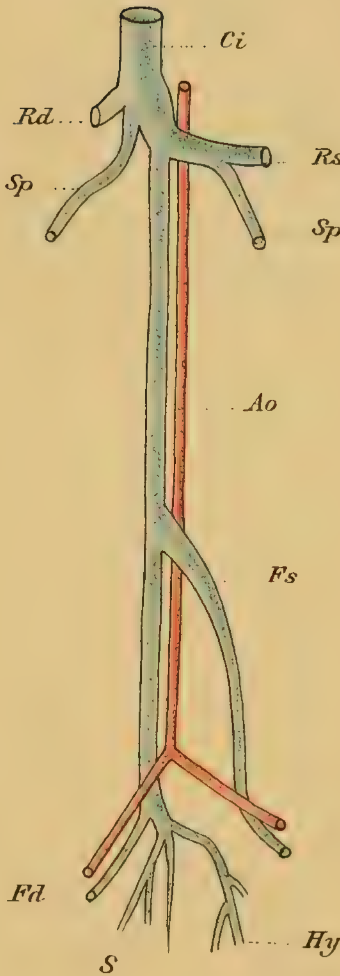


Fig. 4.



Lith. u. Druck d. kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 5.

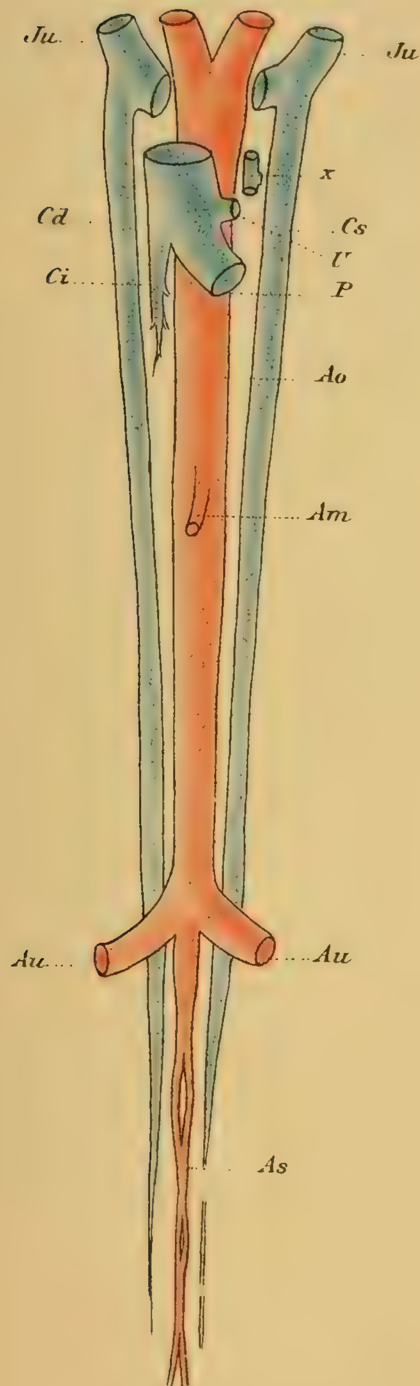
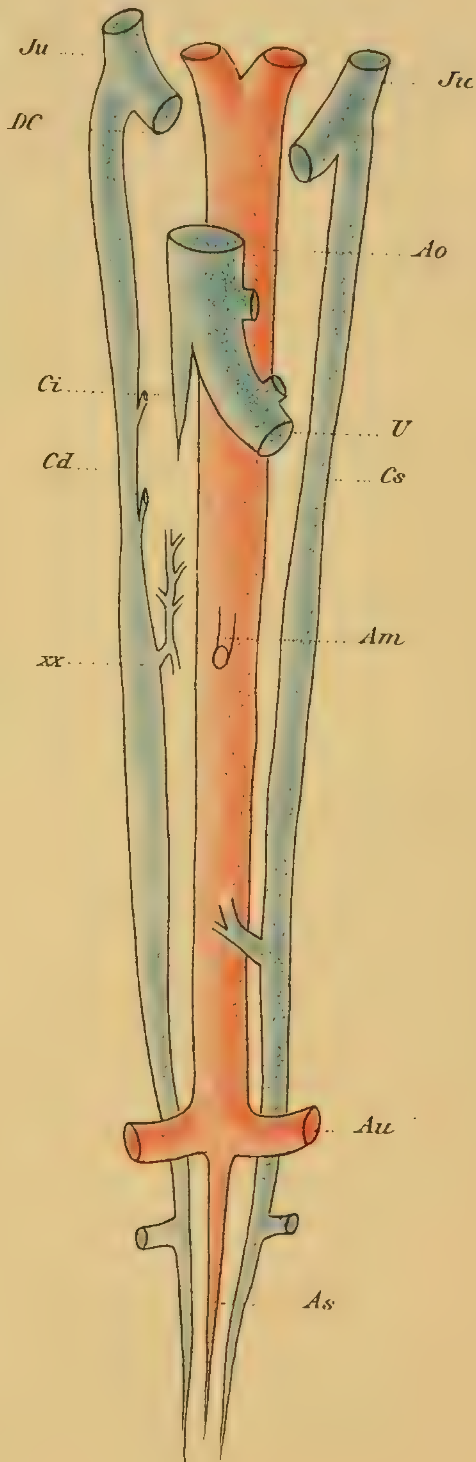


Fig. 6.



Lith. Druck d. kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 7.

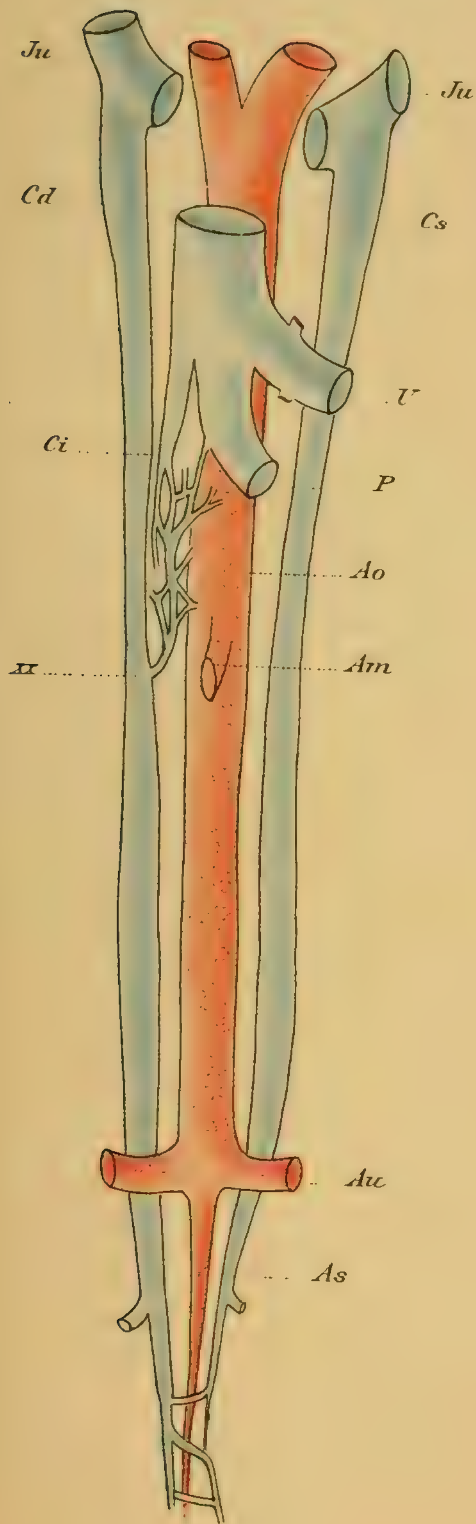
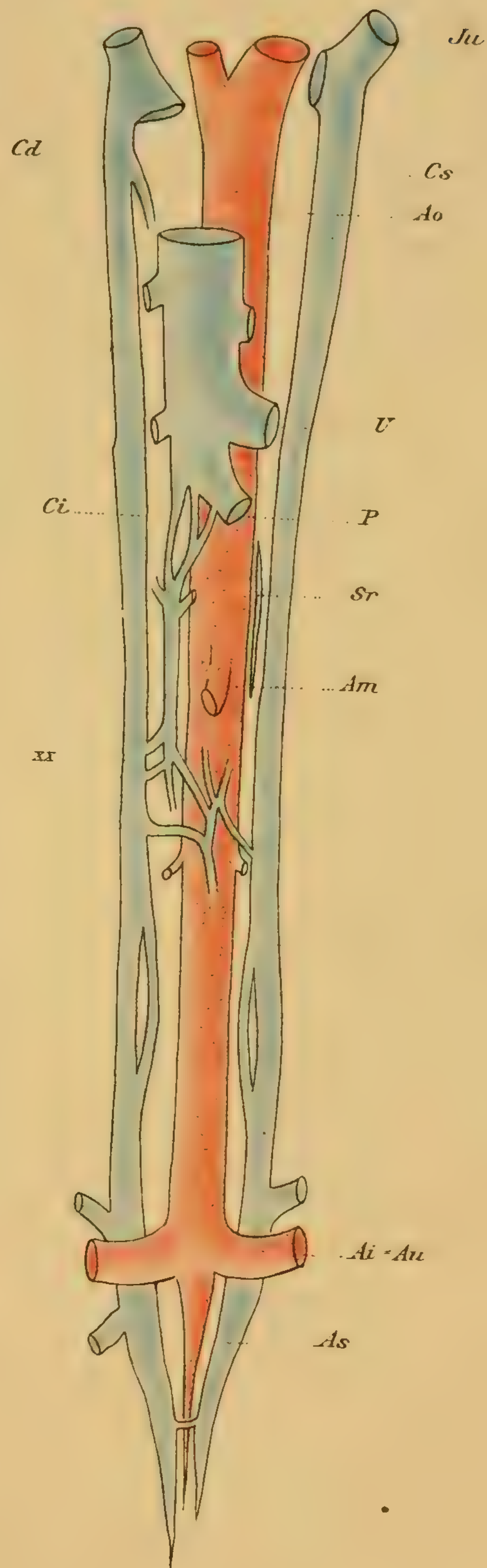


Fig. 8.



Lith u. Druck d. kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.
Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 9.

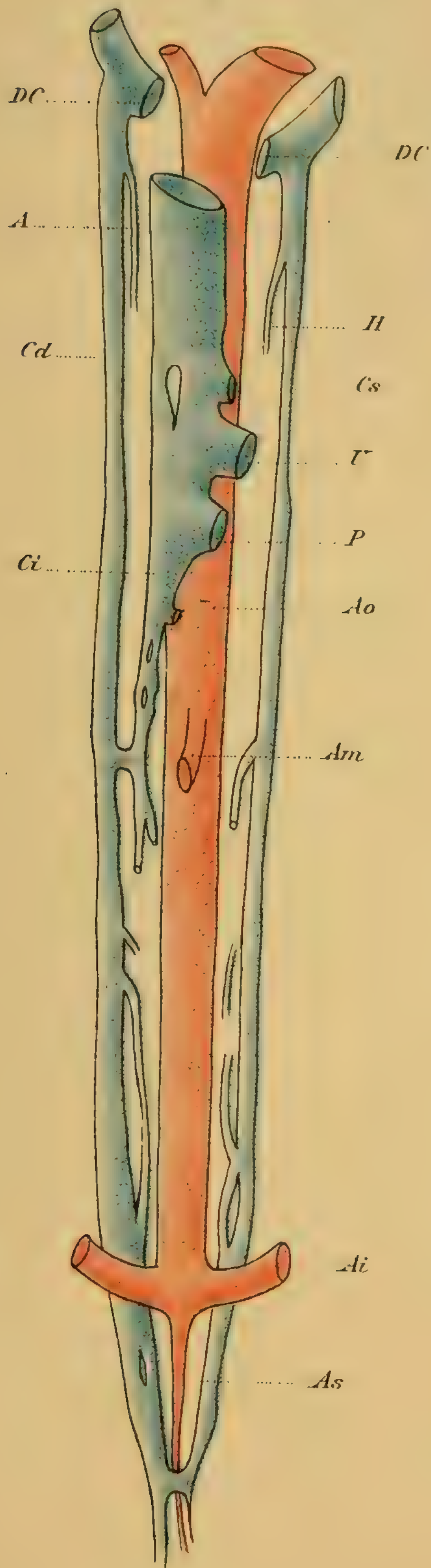
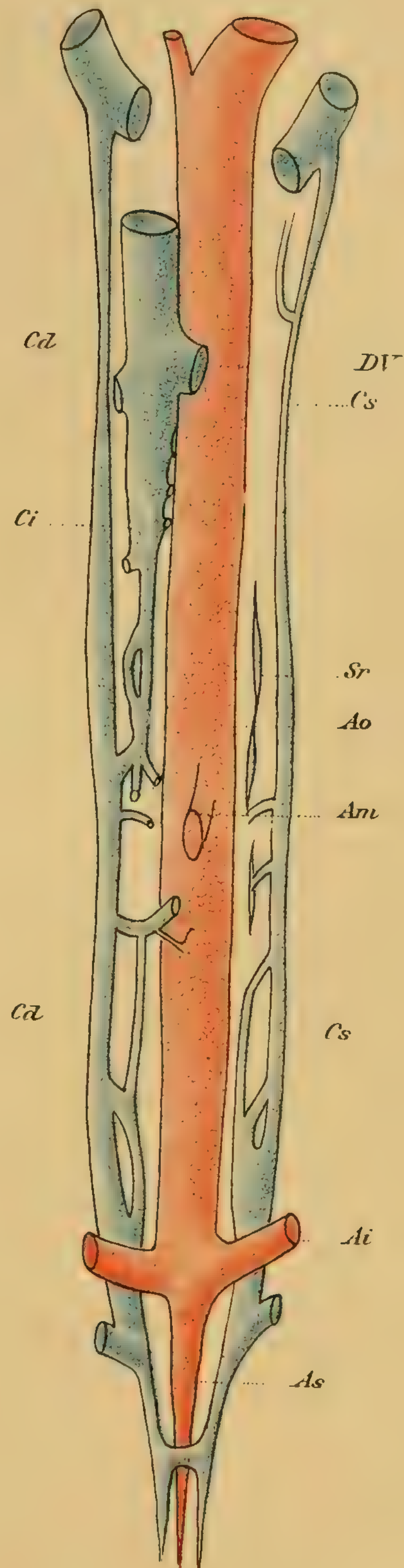


Fig. 10.



Lith. u. Druck d. kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.	Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 11.

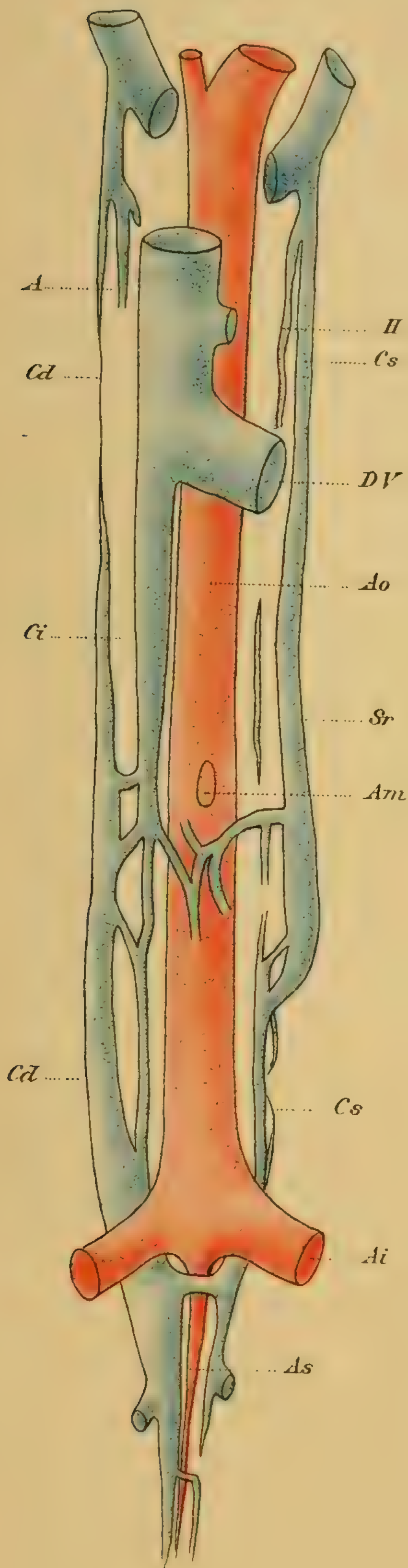
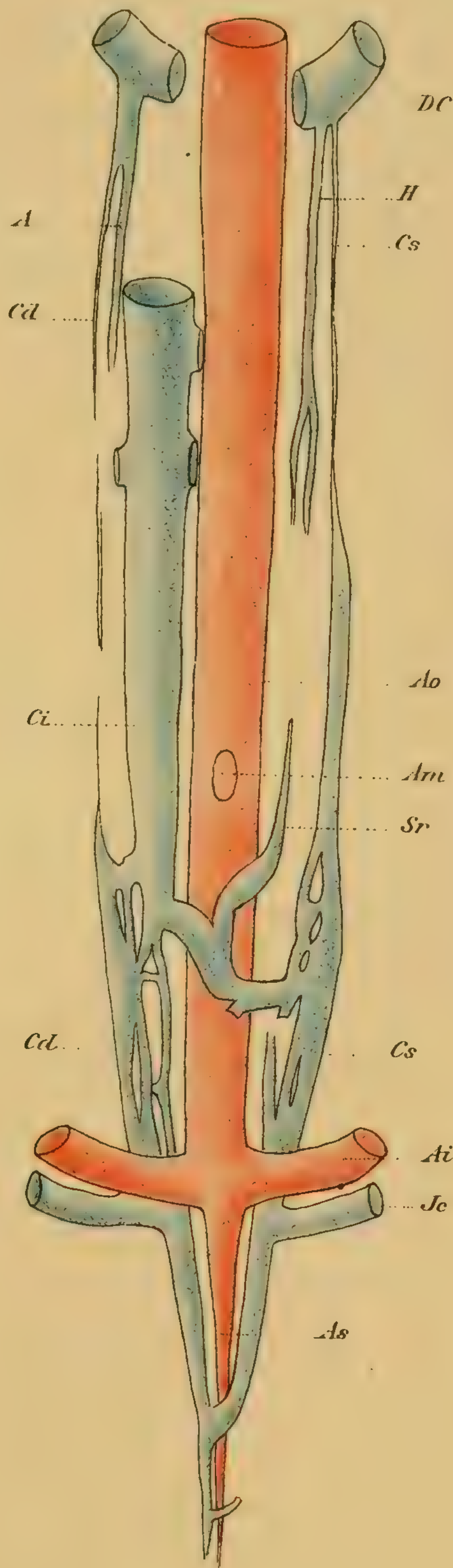


Fig. 12.



Lith. u. Druck d. kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

der Lunge erst einen Seitenast. Es besteht auch hier noch die Kloake. Der Ureter ist nicht weiter entwickelt, als bei Nr. I. Die Nebennieren sind noch nicht vorhanden. Die beiden Aortenbogen sind auch hier noch ziemlich gleich. Die Art. sacralis media ist stellenweise doppelt (in Fig. 6 nicht dargestellt).

Die Nabelvene (U) ist einfach, giebt aber auch noch kleine Äste in die Leibeswand ab. Die Pfortader löst sich in der Leber auf, ohne direkte Beziehung zur Nabelvene zu erreichen. Auch hier besteht wieder am dorsalen Leberrande ein selbstständiges Gefässlumen, das sich kopfwärts mit der Umbilikalvene vereinigt, als beginnende Cava inferior (Ci). Die beiden Kardinalvenen sind hinter der Leber etwas verengert, wie dies in Fig. 6 bei Cd, Cs wiedergegeben ist. Die linke Kardinalvene zeigt kopfwärts von dem Abgange der Umbilikalarterien (Au) einen kleineren Seitenast, der sich durch 15 Schnitte ventral vor die Aorta verfolgen lässt. Von der rechten Kardinalvene lassen sich deutliche kapilläre Gefässlumina in die Leber hinein verfolgen, Fig. 6 X X. Sie zweigen sich von der Cardinalis ab zur Seite des Abganges der Art. mesent. sup. aus der Aorta. Eine Verbindung der rechten Kardinalvene zur Leber lässt sich hier mit Sicherheit konstatieren.

III. Embryo, Fig. 7, 20—21 Tage alt.

Der Entwickelungszustand ist nicht viel verändert gegenüber dem vorausgehenden Embryo. Die Urniere zeigt die Keimwülste etwas deutlicher. Die Nebenniere beginnt sich zu entwickeln. Die Nierenanlage wie vorher.

Von den Kardinalvenen ist die rechte dorsal von der Leber ziemlich stark verengt. Vor ihr kann man in der Gegend der Abzweigung der Art. mesent. sup. in etwa 20 Schnitten ein deutliches Gefässlumen wahrnehmen (Fig. 7 XX), das mit der rechten Kardinalvene kaudalwärts in Verbindung steht, anderer-

seits aber sich mit den Lebergefässen verbindet. Das Gefäss ist stellenweise ziemlich gross, an anderen Stellen löst es sich in Kapillaren auf, die dann wieder zu einem grösseren Stamme sich vereinigen. Auch hier tritt wieder am dorsalen Leberrande ein deutlicheres Gefässlumen auf (Ci, Fig. 7), das nach vorn mit der Vena portarum und Vena umbilicalis zusammentritt.

Es ist von besonderer Wichtigkeit für das Verständnis der Venenentwickelung, wie sie in den folgenden Figuren dargestellt ist, dass sich jetzt eine unmittelbare Beziehung der wachsenden Cava inferior im Gebiete der Leber zu der Vena cardinalis dextra bei XX einleitet.

Die Venae advehentes hepatis sind im allgemeinen in den Figuren nicht weiter dargestellt, um die Übersicht nicht zu trüben.

IV. Embryo, Fig. 8, ebenfalls ca. 21 Tage alt.

Die Nierenanlage ist weiter gediehen, der Ureter zeigt an seinem vorderen Ende mehrere Verzweigungen und ist schon weiter nach oben entwickelt. Das Kopfende der Nierenanlage überragt bereits kranialwärts die Arteria umbilicalis. Der rechte Aortenbogen ist etwas kleiner geworden.

Vor der Nierenanlage sind die beiden Kardinalvenen doppelt, der kleinere dorsalgelegene Ast hält sich direkt an die Aorta, der stärkere ventrale steht in Verbindung mit der Urniere, ist die eigentliche Urnierenvene. Die Nierenanlage liegt lateral davon. Kaudalwärts von der Art. mesent. sup. treten mehrere kleinere Venen ventral vor der Aorta auf, sie ergiessen sich teils in die linke, teils in die rechte Kardinalvene, teils gehen sie aber über in jene Vene, welche ventral vor der rechten Kardinalvene gelegen ist und sich etwa 8—10 Schnitte kaudal von der Art. mes. sup. mehrfach mit der rechten Kardinalvene verbindet (Fig. 8, XX). Sie hat im Durchschnitt etwa den 4. Teil des Lumens der rechten Cardinalis. Sie geht nach oben in die

Leber hinein, wo sie sich in den Lebergefässen auflöst. Symmetrisch zu ihr liegt auch links eine kleine Vene (Fig. 8 Sr) im Gewebe der sich bildenden Nebenniere; deren weitere Beziehungen sind aber noch nicht mit Sicherheit festzustellen. Die beiden Kardinalvenen lassen sich nach vorn hin an die entsprechenden Jugularvenen heran verfolgen.

Es hat sich also bei diesem Embryo schon ein deutlicher Stamm herausgebildet zwischen Leber und rechter Kardinalvene. Das Gefäss (Ci) am dorsalen Leberrande tritt hier nicht so stark hervor wie bei früheren Embryonen. Zu betonen ist als Fortschritt gegenüber dem vorausgehenden Embryo, dass sich eine Verbindung der Cardinalis sinistra zur dextra einleitet.

V. Embryo, Fig. 9, ca. 23 Tage alt.

Distales Ende des Ureters und Wolffscher Gang sind noch mit einander verbunden, sie treffen sich gerade bei der Einmündung in den Sinus urogenitalis. Der rechte Aortenbogen ist bedeutend kleiner geworden als der linke. Die Kardinalvenen sind in ihrem vorderen Ende ebenfalls bedeutend verengert. Am hinteren Ende derselben treten Verdoppelungen auf, Veneninseln. Die neben der Aorta gelegenen Venen sind die kleineren, die ventral von der Aorta gelegenen sind stärker. Diese letzteren nehmen das Blut aus den Urnieren auf. In der Höhe der Arteria mesent. sup. zweigen sich von der rechten Vena cardinalis Äste ab, die an der deutlicher hervortretenden Nebenniere vorbei zur Leber ziehen. Hier hat sich das am dorsalen Leberrande gelegene Gefässlumen (Ci) bis an den unteren Rand der Leber abgegrenzt, und nimmt eben diese Verbindungen aus der rechten Kardinalvene auf. Der Leberteil der Cava inferior hat sich damit abgegrenzt. Am Kopfende der Kardinalvenen treten neue Venen auf, die dorsal zu ihnen liegen, neben

den Wirbelkörpern. Sie vereinigen sich mit den Cardinales vor deren Einmündung in den Duct. Cuvieri. Es sind offenbar die späteren Venae azygos und hemiazygos (A und H).

Es lässt sich bei diesem Embryo mit vollerer Deutlichkeit als bisher der obere Abschnitt der Cava inferior durchverfolgen vom Sinus venosus aus durch die Leber zur rechten Cardinalis. Zugleich bilden sich die vorderen Enden der Kardinalvenen zurück.

VI. Embryo, Fig. 10, ca. 23 Tage alt.

Darmkanal und Urogenitaltraktus sind von einander getrennt. Wolff'scher Gang und Harnleiter münden neben einander in den Sinus urogenitalis. Der rechte Aortenbogen ist sehr klein geworden.

Die Kardinalvenen sind in ihrem Kopfende noch mehr verengert, namentlich die linke. Kranial von den Arteriae iliacae zeigen sie mehrfache Inselbildungen, wie in Fig. 10 wiedergegeben bei Cs und Cd. Doch haben die Nieren keine Beziehungen zu ihnen, sie liegen schon lateral von ihnen und haben gerade die Art. iliaca kopfwärts überschritten.

In den Nebennierenanlagen treten auch links deutliche Venen, (Sr) hervor, doch ist deren Verlauf nicht mit Sicherheit zu verfolgen. Die rechte Nebennierenvene verbindet sich nach unten mit der rechten Cardinalis nach oben mit dem Gefässe am dorsalen Leberrande (Ci).

Die Verbindung der Vena cardinalis dextra zu den Lebergefässen tritt immer deutlicher hervor, während der Abfluss nach vorn in die Ductus Cuvieri sich zurückbildet. Die Verbindungen beider Kardinalvenen untereinander sind weniger klar, als in Fig. 8.

VII. Embryo, Fig. 11, 23 Tage alt.

Die Niere ist weiter entwickelt als bei Nr. VI, der rechte Aortenbogen hat sich aber noch nicht in gleichem Masse zurückgebildet.

Die Kardinalvenen zeigen bedeutende Veränderungen. Sie vereinigen sich kaudal von der Teilungsstelle der Aorta vor der Arteria sacralis media (As). Kopfwärts von dieser Verbindung ist die linke Cardinalis (Cs) klein, zeigt mehrfache Inselbildungen, wird dann in der Gegend der Art. mesent. sup. (Am) wieder stärker. Sie steht in Verbindung mit den vor der Aorta unterhalb der Art. mes. sup. auftretenden Venen. Kopfwärts lässt sie sich bis in den Ductus Cuvieri sinister verfolgen. Dorsal von ihr sieht man im vorderen Abschnitt wieder Venen neben den Wirbelkörpern gelegen, auftreten, die sich kurz vor dem Ductus Cuvieri mit der Cardinalis verbinden (H).

Die rechte Kardinalvene ist in ihrem kaudalen Abschnitte bedeutend stärker als die linke. Kopfwärts von der Verbindung mit der linken ist sie geteilt in einen kleineren an die Aorta sich haltenden Ast, und in einen stärkeren ventralen, welcher mit der Urniere in Verbindung steht. Nach vorn vereinigen sich die beiden Äste wieder miteinander. Neben der Art. mes. sup. verbindet sich die rechte Cardinalis durch starke Anastomose mit der ventral vor ihr gelegenen Vene, der Cava inferior (Ci) die zur Leber hinaufzieht. Der kranial von dieser Verbindung gelegene Teil der Cardinalis wird sehr klein, ist im Bereiche der Lungen fast ganz verschwunden, nur das vorderste Ende tritt noch etwas deutlicher hervor, dieses nimmt die Vena azygos (A) auf und führt sie zum rechten Ductus Cuvieri. Unterhalb der Art. mesent. sup. treten ventral vor der Aorta zahlreiche Venenlumina auf, welche teils mit der linken Kardinalvene in Verbindung stehen, teils mit dem unteren Ende der Cava inferior, wie auf Fig. 11 ersichtlich.

Die Cava inferior wird also immer deutlicher. Zwischen den beiden Kardinalvenen entstehen Verbindungen, hinten bei der Teilungsstelle der Aorta und weiter vorn, kaudal von der Art. mes. sup. Diese letztere Verbindung leitet das Blut der linken Cardinalis zur Cava inferior (Ci). Zugleich wird die Spaltung in dem distalen Teile der Kardinalvenen deutlicher, indem sich vorn die Urnierenvene abtrennt, die dann später zur Spermatica int. wird.

VIII. Embryo, Fig. 12, 23—24 Tage alt.

Pleura- und Peritonealhöhle sind noch nicht vollständig von einander abgetrennt. Die Nebennieren haben sich zu deutlichen Organen abgegrenzt. An der Urniere tritt die Keimdrüse stark hervor. Die Müllerschen Gänge sind noch nicht vorhanden. Die Nieren sind über die Arteriae iliacae communes hinaufgerückt. Das Nierenbecken zeigt mehrfache Ausstülpungen. Die Ureteren vereinigen sich früher, mehr kopfwärts, mit dem Sinus urogenitalis als die Wolffschen Gänge. Der rechte Aortenbogen ist in seinem unteren Stücke verschwunden. Aus dem Ductus Botalli geht die einfache Pulmonalarterie hervor, die sich erst gegen die Lungen hin in rechten und linken Ast spaltet.

Die beiden Kardinalvenen sind in ihren vorderen Abschnitten sehr stark zurückgebildet, lassen sich aber noch fast ganz durchverfolgen. Im kleinen Becken zur Seite der Art. sacralis media scheint die linke Cardinalis stellenweise zu fehlen. An der Teilungsstelle der Aorta besteht keine Verbindung zwischen den beiden. Die linke Cardinalis setzt sich kopfwärts fort gleich stark wie die rechte; zugleich werden beide mehrfach. Man sieht zu beiden Seiten der Aorta dorsoventral drei Venenlumina übereinanderliegen. Sie sind in der Zeichnung, Fig. 12, neben einander dargestellt. Alle drei stehen vorn und hinten mit

einander in Verbindung, die am meisten ventral gelegene ist die Urnierenvene.

Etwa 20 Schnitte kaudal von der Art. mesent. sup. tritt ventral vor der Aorta eine stärkere Vene auf, welche zuerst mit der linken Cardinalis, weiter vorn auch mit der rechten sich verbindet. An der Vereinigungsstelle mit der rechten Kardinalvene setzt sich auch die Cava inferior an (Ci). Diese erstreckt sich als mächtiges Gefäss zur Leber, indem sie ventral vor der Aorta liegt. Die rechte Cardinalis setzt sich zur Seite der Aorta gelegen nach oben zu fort als Urnierenvene. Symmetrisch zur Cava inferior sehen wir auch links von der Aorta in ca. 15 Schnitten eine Vene in der linken Nebenniere auftreten, Sr, welche kaudalwärts sich mit der vor der Aorta von links nach rechts hinüberziehenden Vene verbindet.

Die Kopfenden der Kardinalvenen sind sehr eng, die Wandung aber eigentümlich dick, namentlich im Bereiche der Pleurahöhlen. Dorsal von ihnen treten stärkere Venen auf, die das Blut aus der Körperwand und vom Medullarrohre aufnehmen, die spätere Azygos und Hemiazygos (A und H). Die rechte vereinigt sich mit dem vordersten Ende der rechten Cardinalis, die linke ergiesst sich in den Ductus Cuvieri (D C) unabhängig von der linken Cardinalis.

Die Verbindung kaudal von der Art. mes. sup. zwischen den beiden Cardinales wird sehr stark. Dadurch kann sich der vordere Teil der linken Kardinalvene zurückbilden. In das Verbindungsstück ergiesst sich die Nebennierenvene (Sr), deren Verbleib bis dahin nicht sicher festzustellen war. Der hintere Teil der rechten Kardinalvene wird immer mehr zur Cava inferior (Ci), ihr vorderer Teil verliert deshalb auch immer mehr an Bedeutung. Dafür treten die Azygos (A) und Hemiazygos (H) deutlicher hervor. Die Verbindung hinten bei der Teilung der Aorta hat sich bei diesem Embryo aber noch nicht gebildet.

IX. Embryo, Fig. 13, 24 Tage alt.

Die Nieren stehen bei diesem Embryo noch etwas tiefer als beim vorausgehenden. Wolffscher Gang und Ureter münden neben einander aus. Darm und Sinus urogenitalis sind noch nicht getrennt. Die Nebennieren sind weniger deutlich; das Venensystem ist jedoch in der Entwickelung weiter, als bei dem vorigen Embryo.

Vor der Arteria sacralis media, As, liegt eine Vene, welche sich 10 Schnitte kaudal von der Teilung der Aorta in die beiden Kardinalvenen trennt. Linke und rechte Kardinalvene werden in der Gegend des Abganges der Art. mes. sup. sehr klein. Die Urnierenvenen, ventral vor ihnen gelegen, verbinden sich kaudal- und kranialwärts mit ihnen. Die Fortsetzung der rechten Urnierenvene führt zur Cava inferior, in der Fortsetzung der linken kommen wir zur Vena suprarenalis sin. (Sr). Zwischen den Venen der linken und der rechten Seite besteht eine schief über die Aorta gehende starke Anastomose, welche auch die linke Suprarenalvene aufnimmt. Diese Anastomose liegt kaudal von der Art. mes. sup. Kopfwärts von dieser Querverbindung verschwinden die Kardinalvenen bald oder sind nicht mehr mit Sicherheit festzustellen. Kranialwärts erscheinen sie in doppelter Zahl, indem die dorsale Vene die Azygos (A), resp. Hemiazygos (H) darstellt, während die ventral gelegene das vordere rudimentäre Überbleibsel der Cardinalis ist und später in noch höherem Grade sich zurückbildet.

Es ist hier hervorzuheben, dass unter weiterer Rückbildung der Vv. cardinales die von denselben sich trennenden Urnierenvenen an Selbstständigkeit gewinnen.

X. Embryo, Fig. 14, 24—25 Tage alt.

Die Nieren sind vollständig aus dem kleinen Becken heraufgestiegen, haben die Art. iliacae überschritten.

Die Vena sacralis media ist in ihrem Anfangsteile einfach und vor der Arterie gelegen. In wenigen Schnitten tritt vorn auch eine zweite auf, die sich aber bald mit der andern vereinigt. In die Vereinigungsstelle vor der Art. sacralis media ergiessen sich auch die Venae iliacae (Jc). Aus der Vereinigungsstelle gehen links und rechts die beiden Kardinalvenen hervor, die rechte ist einfach (Cd), die linke inselförmig in zwei gespalten (Cs).

Kopfwärts schliessen sich an die Nieren die Urnieren mit deutlicher Keimdrüse an. Aus ihnen kommt je eine Urnierenvene (Sp). Die linke Urnierenvene ist an ihrem kaudalen Ende mit der Kardinalvene noch in Verbindung. Unterhalb der Art. mesent. sup. verbinden sich die beiden Kardinalvenen mit einander, und rechts geht aus der Verbindung die Cava inferior hin zur Leber. Auf der linken Seite geht eine Fortsetzung der Cardinalis zur linken Nebenniere (Sr). Die beiden Cardinales lassen sich von dieser Verbindung aus noch durch etwa 20 Schnitte zu beiden Seiten der Aorta nach vorn verfolgen, dann scheinen sie ganz verschwunden zu sein.

Es sind bei diesem Embryo die Urnierenvenen noch selbstständiger geworden. Die rechte hat sich an ihrem hinteren Ende ganz von der Cardinalis losgelöst, währenddem die linke noch mit ihr in Verbindung steht. Ich habe sie mit Sp bezeichnet, weil, wie aus den folgenden Zeichnungen sich ergiebt, die Venae spermaticae internae aus ihnen hervorgehen.

XI. Embryo, Fig. 15, gleich alt wie X.

Die Nierenvenen werden sichtbar. Die Müllerschen Gänge sind eben in Entwickelung.

Zu beiden Seiten der Arteria sacralis media ziehen zwei Venen, die Kardinalvenen (Cd und Cs = S). Sie weisen einige kleine Verbindungen unter sich auf, doch nur in den tieferen

Abschnitten des kleinen Beckens. An der Teilungsstelle der Aorta existiert keine Verbindung. Die beiden Cardinales setzen sich unter den Arteriae iliacae communes (Ai), wie früher kopfwärts neben der Aorta fort. Im 16. Schnitte unterhalb der art. mesent. superior (Am) wenden sie sich ventralwärts vor die Aorta und vereinigen sich mit einander; in diese Vereinigung fliessen von unten herkommend die Urnierenvenen, die späteren Venae spermat. int. (Sp).

Nach oben geht aus der Vereinigung hervor rechts die Vena cava inferior (Ci), links die Vena suprarenalis sinistra (Sr) und dorsal von diesen Venen zu beiden Seiten der Aorta treffen wir noch kurze Fortsetzungen der Venae cardinales, (L, Cd). In die grosse Venenvereinigung vor der Aorta münden noch kleinere Gefässe, welche in dem Gewebe vor der Aorta entstehen. Die Einmündung der Nierenvenen kann ich noch nicht mit Sicherheit feststellen. Kopfwärts treten zu beiden Seiten der Aorta wieder Venen auf, welche nach vorn mit den Jugularvenen sich vereinigen; es sind die Azygos und Hemiazygos (A und H).

Gegenüber früheren, aber auch im Vergleich zu folgenden Stadien ist bei diesem Embryo der oberhalb des Beckeneinganges liegende Teil der linken Kardinalvene sehr stark ausgebildet, offenbar infolge des Ausbleibens der Verbindung der Venen der linken und rechten Seite unterhalb der Teilungsstelle der Aorta. Es wäre nicht unmöglich, dass ein solcher Fall zu einer sogenannten Verdoppelung der unteren Hohlvene führte.

XII. Embryo, Fig. 16, 24—25 Tage alt.

Die Nieren haben ungefähr ihre spätere Stellung erreicht; die Nierenvenen sind deutlich zu verfolgen. Der Müllersche Gang zieht dem Wolffschen Gange entlang. Der Wolffsche Körper erscheint im Verhältnis zur Keimdrüse reduziert, die Keimdrüse liegt ventral vor der Niere.

Zu den Seiten der Arteria sacralis media verlaufen zwei Venen, welche sich gegen die Aorta hin breit miteinander vereinigen. In die Vereinigung münden die Venae hypogastricae und iliacae (Jc). Aus dieser Vereinigung lässt sich links ein kleiner Stamm kopfwärts verfolgen, der hinter der Art. iliaca com. sin. hindurch geht, bald aber verschwindet (Cs). Durch etwa 12 folgende Schnitte ist links neben der Aorta keine Vene festzustellen, dann aber tritt wieder ein kleines Lumen auf. Es sind dies offenbar die Reste der linken Kardinalvene. Rechts geht aus der Venenvereinigung hinten die rechte Kardinalvene, späterer unterer Teil der Cava inferior, hervor. Diese steigt zur Seite der Aorta nach vorn. Etwa 20 Schnitte vor der Art. mes. sup. nimmt sie die rechte Nierenvene (Rd) auf, wendet sich dann ventralwärts, indem sie sich mit den links von der Aorta gelegenen Venen verbindet. Die Aorta und das vor ihr gelegene Gewebe werden dadurch in einen weiten Venenbogen eingeschlossen. In diesen Venenbogen münden von links unten her die Überreste der linken Kardinalvene (Cs), die Vena renalis sinistra (Rs) und die Vena spermatica interna sinistra (Sp), ferner von links oben die Vena suprarenalis sin. (Sr), und einige linke Lumbalvenen (L[Cs]). Von rechts her treten hinzu die Vena spermat. int. dext. (Sp) und einige rechte Lumbalvenen (L). Diese Lumbalvenen erscheinen teilweise als eine direkte Fortsetzung der Kardinalvene (Cd). Die linke Vena suprarenalis ist ganz symmetrisch zur Cava inferior gelegen. Die kopfwärts zur Seite der Aorta auftretenden Venen sind die Azygos und Hemiazygos (in der Fig. nicht dargestellt).

Die Hemiazygos mündet direkt in den rechten Vorhof. Die Verbindung der beiden Jugularvenen hat sich inzwischen auch vollzogen. Es geht aber noch eine kleine Anastomose von der linken Jugularis zur Hemiazygos, resp. zum Herzen. Azygos und Hemiazygos liegen in den Spatia costotransversaria.

Das Venenverhalten nähert sich schon dem späteren Zu-

stande. Die linke Kardinalvene ist bis auf geringe Überreste verschwunden. Die Vena iliaca communis sin. verbindet sich mit der rechten und geht somit in die rechte Kardinalvene, welche zum unteren Teile der Cava inferior wird. Die Urnierenvenen sind zu den Spermaticae internae geworden. Die Queranastomose vor der Aorta kann wegen der kleinen linken Nierenvene noch nicht als Renalis sinistra bezeichnet werden.

XIII. Embryo, Fig. 17, 25 Tage alt.

Die linke Vena jugularis hat sich mit der rechten verbunden, hat aber ihre Beziehung zum Ductus Cuvieri noch nicht ganz aufgegeben. Von den Kardinalvenen hat sich die linke noch weiter zurückgebildet (Cs). Von der Verbindungsstelle vor der Arteria sacralis media unterhalb der Teilung der Aorta sehen wir zwar noch einen kleinen Fortsatz in etwa 10 Schnitten nach vorn gehen, hinter der Art. iliac. com. sin. hindurch und auch oben bei der Niere, unterhalb der Art. mesent. sup. tritt zur Seite der Aorta in etwa 10 Schnitten wieder ein Venenstück auf, das offenbar auf die linke Cardinalis zu beziehen ist. Mit diesem Stücke vereinigen sich die Vena sperm. int. sin. (Sp) die Vena renalis sin. (Rs) und die Vena suprarenalis sin. (Sr). Der Abfluss erfolgt in etwas schiefer Richtung vor der Aorta durch nach rechts in die Cava inferior, die hier rechts zuerst die Vena renalis dextra (Rd) und dann die Vena sperm. int. dext. (Sp) aufnimmt.

Gegenüber dem vorigen Embryo ist ein noch stärkeres Zurücktreten der linken Cardinalis zu konstatieren.

XIV. Embryo, Fig. 18, ca. 26 Tage alt.

Die Venae sacrales mediae (S) verbinden sich mehrfach miteinander. In einer mächtigen Verbindung fliessen dieselben unterhalb der Teilung der Aorta untereinander und mit den

Venae iliacae zusammen. Auch bei diesem Embryo lässt sich links noch ein kleiner Überrest der Vena cardinalis sinistra (Cs) durch etwa 25 Schnitte aufwärts verfolgen. Die rechte Kardinalvene steigt rechts neben der Aorta als Cava inferior herauf in die Gegend der Art. mesent. sup. Hier wendet sie sich ventral vor die Aorta, um sich nach oben zur Leber fortzusetzen. Da, wo sie nach vorn abbiegt, nimmt sie von rechts her auf die Vena renalis dextra (Rd) und die Vena sperm. int. dextra (Sp), von links her die Vena suprarenalis sin. (Sr), die Vena sperm. int. sin. (Sp) und zwei Venae renales sinistrae (Rs). Ferner gelangt links in die Vereinigungsstelle dieser Venen noch Blut aus der Lumbalgegend durch einen Ast, der neben der Aorta eine Strecke weit verläuft und nach seiner Lage als ein Überrest der Vena cardinalis sin. aufgefasst werden muss. (L = Cs). Auch rechts münden einige Lumbalvenen ein, deren Stamm eine Zeitlang die Richtung und Lage der rechten Kardinalvene innehält (L = Cd).

Die Azygos mündet in die Cava superior, die fertig gebildet ist, die Hemiazygos fliesst direkt in den rechten Vorhof, ohne Beziehungen mit der linken Jugularis einzugehen; diese Venen sind auf Fig. 18 nicht wiedergegeben.

XV. Embryo, Fig 19, etwas über 30 Tage alt.

Die Extremitäten sind bis in die Zehen deutlich differenziert.

Die Vena sacralis media (S) ist teilweise einfach. Kopfwärts mündet sie in die grosse Venenvereinigung unterhalb der Teilung der Aorta, wo die Venae hypogastricae und femorales zusammenfliessen (Jc).

Aus dieser Vereinigung geht rechts die Vena cava inferior hervor. Sie zieht unter der Art. iliaca communis dextra hindurch an der Seite der Aorta nach vorn zur Nierengegend. Aus der Venenvereinigung entsteht noch eine kleine Vene, welche

dorsal von der Aorta heraufsteigt, sich dann aber bald mit der Cava vereinigt (in der Figur punktiert). Unterhalb der Art. mesent. sup. (Am) nimmt die Cava zuerst zwei rechte Nierenvenen auf (Rd), dann erst die Vena sperm. int. dextra (Sp) und auch einige Lumbalvenen (L). Von links her mündet in die Cava inferior die linke Renalvene (Rs). Diese nimmt die Vena suprarenalis sinistra (Sr) und die Vena sperm. int. sin. (Sp) nebst einigen kleinen Lumbalvenen (L) auf. Vena azygos und hemiazygos liegen in den Spatia costotransversaria. Die letztere mündet direkt ins Herz, die Azygos vereinigt sich mit der Vena cava sup.

Das Venenbild bei diesem etwas über 30 Tage alten Embryo gleicht also vollständig dem des erwachsenen Tieres.

Ergebnisse.

Die Bildung der Vena cava inferior vollzieht sich beim Meerschweinchen in der Zeit vom 19. bis zum 25. Tage des embryonalen Lebens. Nach dem 25. Tage ist deren Bildung vollzogen. Wir können an ihr drei verschiedene Teile unterscheiden: der oberste Teil ist zurückzuführen auf die Vena hepatica revehens; er erstreckt sich vom Herzen bis zur Einmündung des Ductus venosus. Der zweite Teil, vom Ductus venosus bis zur Einmündung der Vena renalis sinistra, ist neu entstanden. Es bildet sich zuerst am dorsalen Leberrande ein grösseres Gefässlumen, das dann nach unten hin in kapilläre Verbindung tritt mit der rechten Kardinalvene. Von diesen ursprünglichen Kapillaren weitet sich eine aus und bildet das unterhalb der Leber gelegene Stück der Cava inferior. Diese Erweiterung der Verbindung der Leber zur rechten Cardinalis fällt zusammen mit der Entstehung der Nebennieren. Das dritte, unterste Stück der Cava inferior, also von der Einmündung der

linken Nierenvene nach unten bis zur Vereinigung der Venae iliacae communes, ist zurückzuführen auf die rechte Vena cardinalis. Nachdem die Verbindung der Lebergefässe zur rechten Cardinalis eingeleitet ist, treten auch Verbindungen zwischen den beiden Kardinalvenen auf, zuerst unterhalb der Art. mesent. sup. Die Verbindungen sind ursprünglich auch nur kapillär und sehr zahlreich, bis dann ein Gefässlumen die Oberhand gewinnt. Dieses leitet dann das Blut der linken Kardinalvene auch nach rechts zur Cava inferior und damit zur Leber. Es tritt mit dieser Querverbindung in Verbindung die Vena suprarenalis sinistra, die Vena renalis sin. und auch die Vena spermat int. sin., die als ein abgespaltener ventraler Teil der Kardinalvene, ebenso wie auf der rechten Seite, aufzufassen ist. Durch das Querstück wird der kopfwärts gelegene Teil der linken Kardinalvene überflüssig und verschwindet.

Der rückwärts von dieser Anastomose gelegene Teil der linken Kardinalvene kann sich erst zurückbilden, wenn weiter distal in der Höhe der Teilung der Aorta eine Verbindung nach rechts hinüber eingetreten ist. Tritt diese untere Verbindung nicht ein, was offenbar beim Meerschweinchen häufig der Fall ist, so muss die Kardinalvene bestehen bleiben, und wir haben dann eine sogenannte Verdoppelung der unteren Hohlvene. Es kann aber die linke Kardinalvene auch bestehen bleiben, obwohl die Verbindung eingetreten ist.

Die Vena sacralis media ist der kaudale Teil der Vena cardinalis; es kann bald die linke, bald die rechte erhalten bleiben, hier und da bestehen auch beide zugleich fort.

Die Venae spermaticae internae leiten sich ab von der Urnierenvene, und diese ist ein abgespaltener, ventraler Teil der Kardinalvene, entstanden durch jene Inselbildungen, wie sie von Hochstetter beschrieben werden. Ein Durchschlüpfen der Nierenanlage durch diese inselförmigen Spaltungen der Venae cardinales konnte ich beim Meerschweinchen nicht beobachten,

da die Nierenanlage schon in den frühesten Stadien lateral von den Cardinales gelegen ist. Dieser von Hochstetter angegebene Vorgang ist mir auch für den Menschen unwahrscheinlich.

Die Venae renales treten erst ziemlich spät deutlich hervor, nachdem die Niere ihre spätere Lage beinahe erreicht hat. Die linke Nierenvene setzt sich aus zwei verschiedenen Teilen zusammen. Das Stück vor der Aorta bis zur Einmündung der Vena suprarenalis und Spermatica interna sinistra entsteht aus der Queranastomose zwischen den beiden Kardinalvenen; nur was links davon liegt, ist eigentliche Nierenvene.

Die Venae azygos und hemiazygos sind im wesentlichen neue Venen, und nur in ihren obersten Enden auf die primären Venen zurückzuführen, wie dies aus den beschriebenen Fällen deutlich ersichtlich ist.

Im grossen und ganzen bestätigen diese Untersuchungen die bei menschlichen Embryonen gemachten Beobachtungen und Schlüsse, so auch in Bezug auf die Herleitung der Venae spermaticae internae, von welchen Hochstetter in seinen Untersuchungen nichts angiebt. Es dürfen auch die Bezeichnungen Urnierenvene und Kardinalvene nicht als kurzweg gleichbedeutend hingestellt werden, wie das in verschiedenen Arbeiten zur Erklärung der sogenannten Verdoppelung der Vena cava inferior geschehen ist.

Fig. 13.

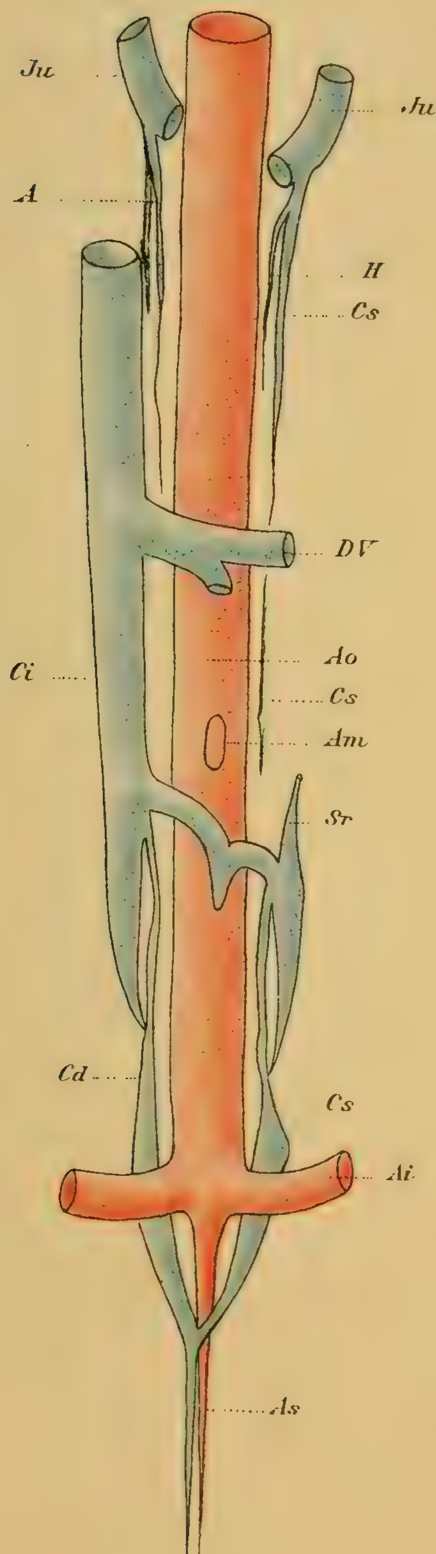
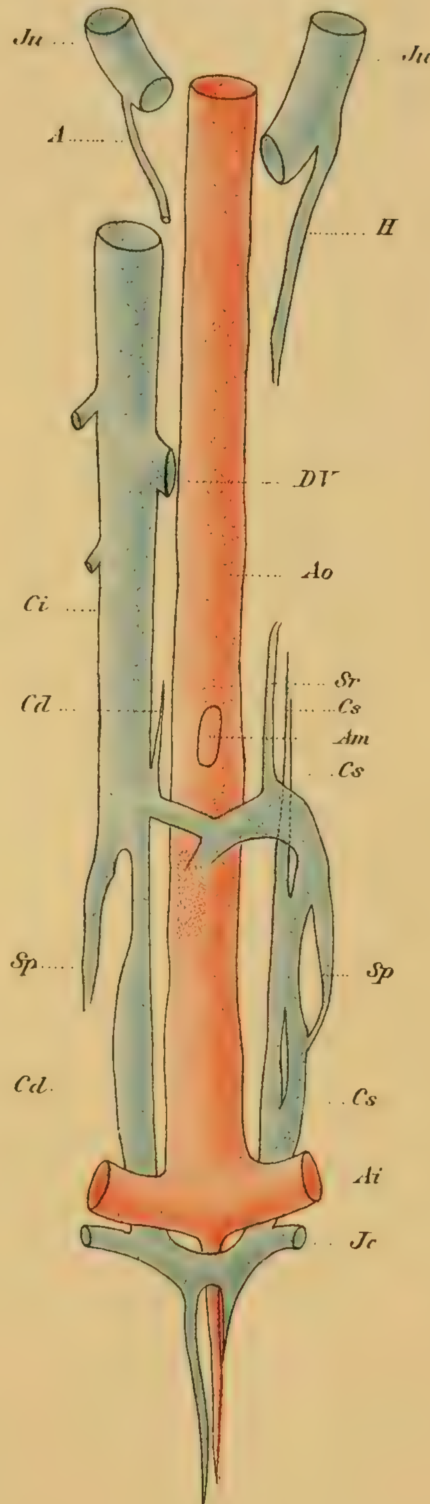


Fig. 14.



Lith. u. Druck d. kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 15.

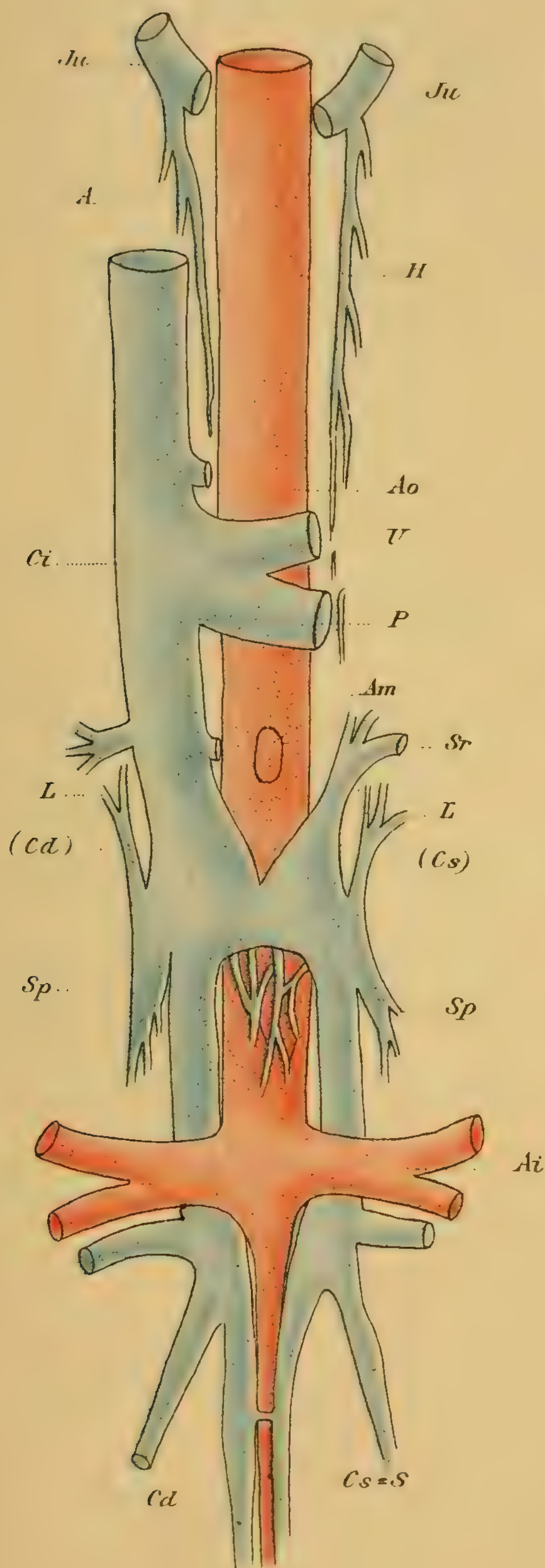
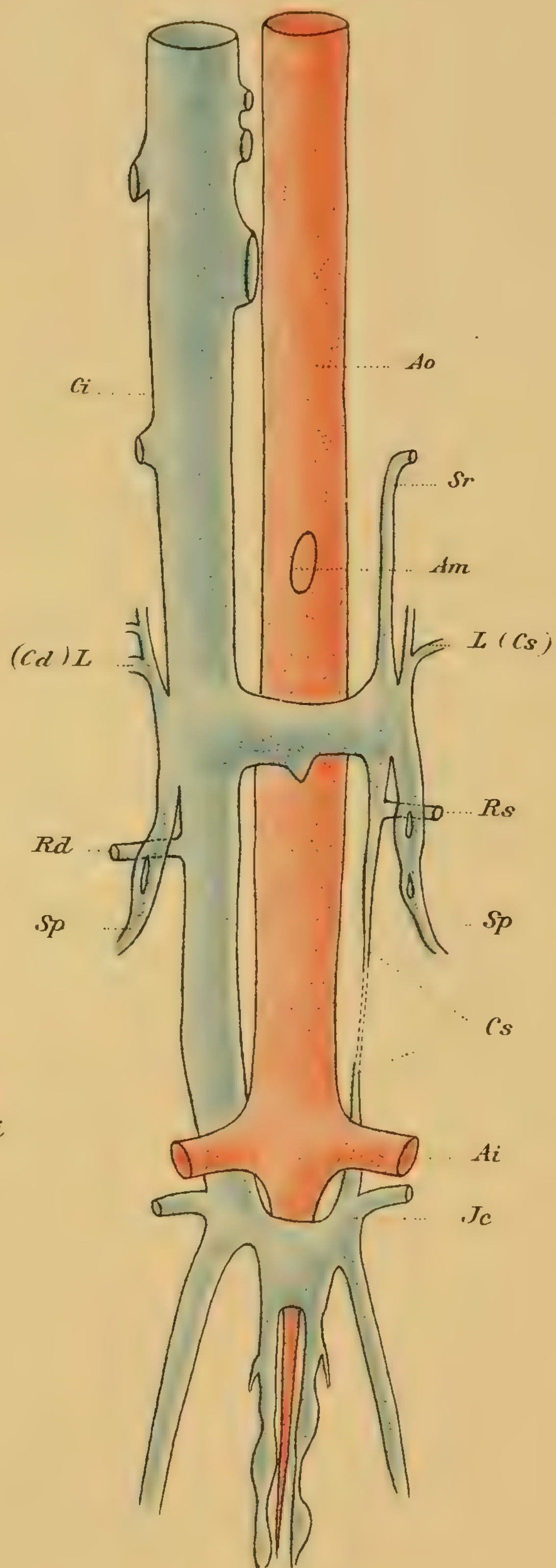


Fig. 16.



Lith.u.Druck d. kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Verlag von J.F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 17.

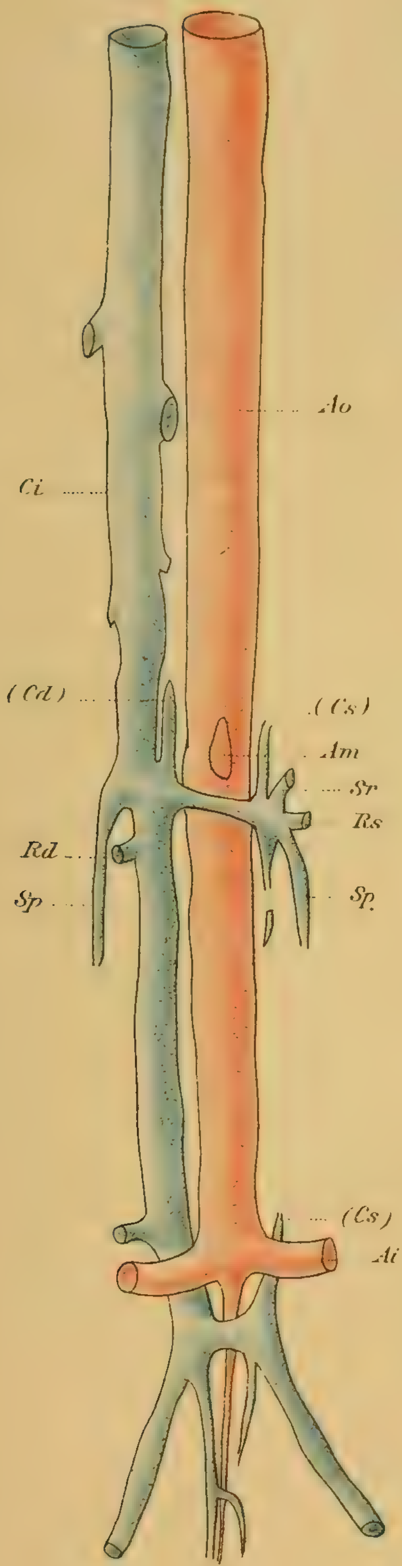
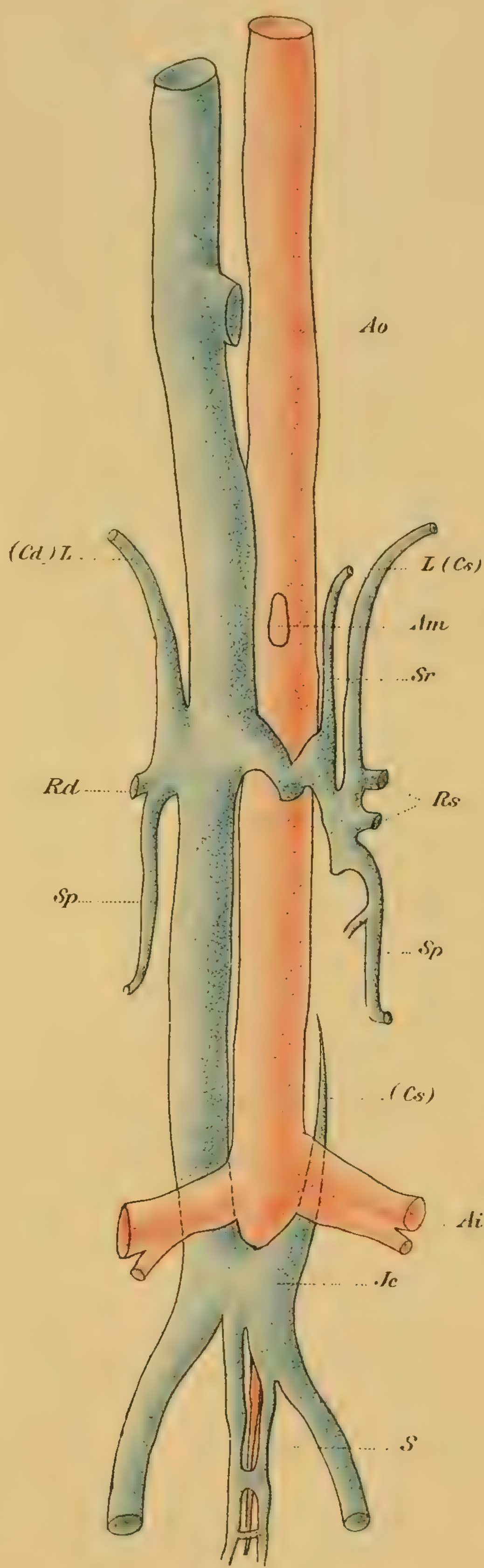
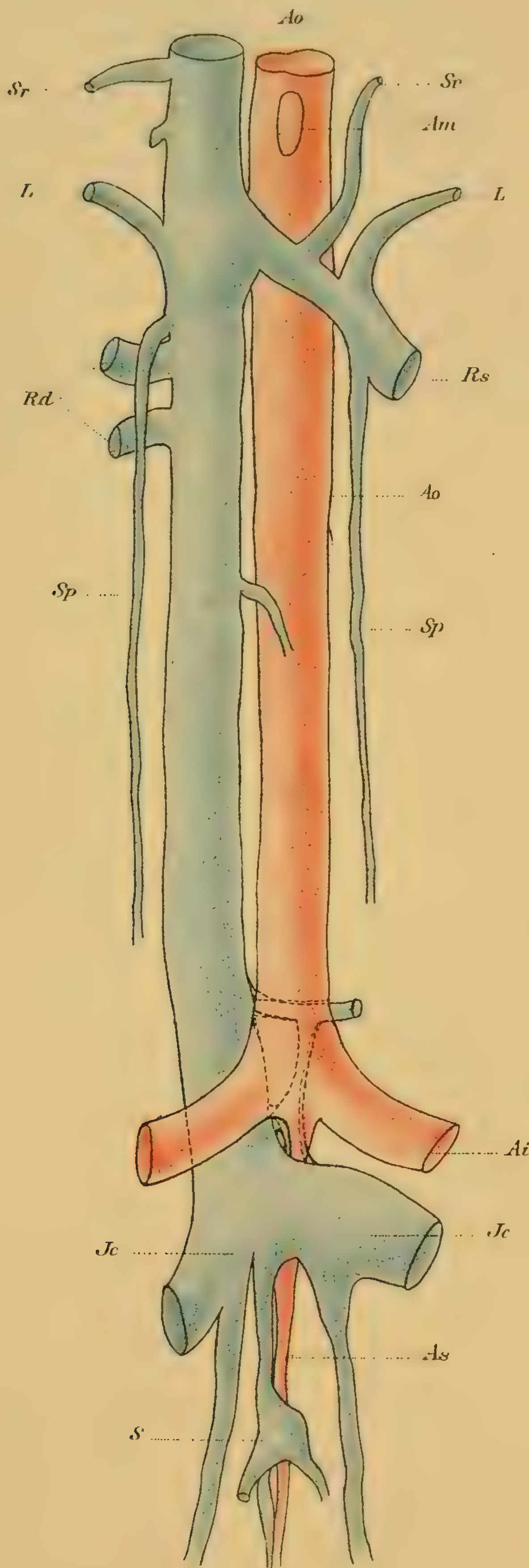


Fig. 18.



Lith. u. Druck d. kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.
Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 19.



Lith. u. Druck d. kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Litteratur.

Vergleiche die Litteraturangabe in meiner Untersuchung „Zur Anatomie und Entwickelung des Venensystems des Menschen", Anatomische Hefte von Fr. Merkel und R. Bonnet. 19/20. Band V, H. 3.

Erklärung der Abkürzungen.

(Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.)

A = Vena azygos.
Ai = Art. iliaca communis.
Am = Art. mesent. superior.
Ao = Aorta.
As = Art. sacralis media.
Au = Art. umbilicalis.
Cd = Vena cardinalis dextra.
Ci = Cava inferior
Cs = Vena cardinalis sinistra.
DC = Ductus Cuvieri.
DV = Ductus Venosus.
Fd = Vena femoralis dextra.
Fs = Vena femoralis sinistra.
H = Vena hemiazygos.
Hy = Vena hypogastrica.
Jc = Vena iliaca communis.
Ju = Vena jugularis.
L = Vena lumbalis.
P = Vena portarum.
Rd = Vena renalis dextra.
Rs = Vena renalis sinistra.
S = Vena sacralis media.
Sp = Vena spermatica interna.
Sr = Vena suprarenalis.
U = Vena umbilicalis.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—4. Verhalten der Venen bei vier erwachsenen Tieren mit Abweichungen von dem gewöhnlichen Venenbilde. Tafel XXI—XXII.

Fig. 5. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. I, 18—19 Tage alt. Tafel XXIII.

Fig. 6. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. II, ca. 21 Tage alt. Tafel XXIII.

Fig. 7. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. III, 20—21 Tage alt. Tafel XXIV.

Fig. 8. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. IV, 21 Tage alt. Tafel XXIV.

Fig. 9. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. V, ca. 23 Tage alt. Tafel XXV.

Fig. 10. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. VI, ca. 23 Tage alt. Tafel XXV.

Fig. 11. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. VII, 23 Tage alt. Tafel XXVI.

Fig. 12. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. VIII, 23—24 Tage alt. Tafel XXVI.

Fig. 13. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. IX, 24 Tage alt. Tafel XXVII.

Fig. 14. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. X, 24—25 Tage alt. Tafel XXVII.

Fig. 15. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. XI, 24—25 Tage alt. Tafel XXVIII.

Fig. 16. Rekonstruktion der Venen vou Embryo Nr. XII, 24—25 Tage alt. Tafel XXVIII.

Fig. 17. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. XIII, 25 Tage alt. Tafel XXIX.

Fig. 18. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. XIV, ca. 26 Tage alt. Tafel XXIX.

Fig 19. Rekonstruktion der Venen von Embryo Nr. XV, ca. 30 Tage alt. Tafel XXX.



ÜBER DAS

WACHSTUM DES MENSCHLICHEN AUGES

UND ÜBER DIE

VERÄNDERUNG DER MUSKELINSERTIONEN

AM

WACHSENDEN AUGE.

VON

PROF. L. WEISS,
HEIDELBERG.

Hierzu die Tafeln XXXI/XXXIII und 2 Kurventafeln im Text.

Die Angaben, welche man über die Wachstumsverhältnisse des Auges in den bekannteren Lehrbüchern findet, sind zum Teil unvollständig, zum Teil auch direkt widersprechend. Unter solchen Umständen schien mir eine neuerliche Bearbeitung dieses Gegenstandes angezeigt, und dies um so mehr, als derselbe neben dem allgemeinen anatomischen, auch noch ein speziell augenärztliches Interesse darbietet[1]), nachdem vor einiger Zeit die Ansicht ausgesprochen worden ist, dass den Wachstumsverhältnissen des Auges bei gewissen pathologischen Zuständen eine wichtige Rolle zukäme. So wurde von Samelsohn[2]) auf dem Ophthalmologenkongress 1894, anschliessend an meinen Vortrag über das Schielen und seine Spontanheilung, die Behauptung aufgestellt, dass für die Frage der Selbstheilung des Strabismus convergens das Wachstum des kindlichen Bulbus, insbesondere die damit verbundenen Veränderungen der Muskel-Insertionen von wesentlichem Einfluss sein dürften. Da ich damals bereits eine Reihe von jugendlichen Augen der verschiedensten Lebensalter untersucht hatte, konnte ich dem gegenüber sofort hervorheben, dass die Spontanheilung des Schielens gewöhnlich im 16. u. 17. Lebensjahr, also zu einer Zeit stattfindet, in welcher das Wachstum des Auges und damit die Veränderungen der

---

1) Auch die Entwickelung der Myopie wird neuerdings als ein durch äussere Momente verändertes Wachstum des Auges gedeutet.

2) Ber. d. 23. Vers. d. Ophthalm.-Ges., pag. 136.

Muskel-Insertionen der Hauptsache nach schon lange abgeschlossen sind. Die Zahl meiner damaligen Untersuchungen, auf die ich mich hierbei stützen konnte, war verhältnismässig klein. Es schien mir von Wert, die Wachstumsverhältnisse des kindlichen Auges durch umfangreichere Untersuchungen einer eingehenderen Prüfung zu unterziehen. Das hierzu nötige anatomische Material hatte ich im Laufe der Jahre gesammelt. Meine Sammlung enthielt eine grosse Anzahl von Augen von Neugeborenen, von Kindern der verschiedensten Lebensalter und von Erwachsenen, bei welch letzteren der Refraktionszustand zu Lebzeiten festgestellt worden war.

Das Ergebnis dieser Untersuchungen soll in folgendem der Hauptsache nach in Kürze mitgeteilt werden.

Was den Gang der Untersuchung betrifft, so war derselbe folgender:

Nach gründlicher, schonender Präparation des Bulbus, insbesondere der Muskelinsertionen wurden die Muskeln, bezw. deren Sehnen unweit der Insertion an der Sklera abgeschnitten. Um das Zeichnen und Messen zu erleichtern, wurden die Sehnen der Muskeln nach vorn umgeklappt, so dass die hintere Insertionslinie anschaulicher hervortrat. Die Zeichnungen wurden in bekannter Weise mit Hülfe des Lucäschen Apparats aufgenommen und zwar bei jedem Bulbus von oben, von unten, von der nasalen und von der temporalen Seite. Sodann wurde der Bulbus gewogen und zwar zuerst in Luft und dann unter Wasser. Auf diese Weise wurde das Gewicht, das Volumen und das spezifische Gewicht bestimmt. Erwähnt sei hier noch, dass an allen Bulbis, welche sämtlich in Müllerscher Flüssigkeit gehärtet waren, der Sehnerv kurz hinter dem Bulbus abgeschnitten war. Die übrigen Messungen geschahen in folgender Weise: Es wurden die Durchmesser des Bulbus in drei Dimensionen bestimmt, sagittal, horizontal und vertikal, desgl. der Umfang horizontal, vertikal und äquatorial. Für das Mass der Sehnen-

breiten wurde der gerade Abstand ihrer Endpunkte genommen. Der bogenförmige Verlauf der Insertionen, welcher besonders beim Obliquus superior häufig auffallend stark ist, wurde auf diese Weise freilich ausser acht gelassen, fand jedoch Berücksichtigung bei Messung des geraden Abstandes der Insertionen vom Hornhautrande, indem bei dieser an verschiedenen Stellen der Insertion, nämlich für die beiden Endpunkte und für die Mitte der Abstand bestimmt wurde. In gleicher Weise wurde für die sämtlichen Muskelinsertionen der direkte Abstand vom Sehnerven gemessen. Ferner wurde bei den beiden Obliquis unter anderem noch die Entfernung je der beiden vorderen und hinteren Insertionsenden von einander gemessen. Um die Lage der Insertionen des Rectus internus und externus zur Horizontalebene zu bestimmen, wurde ein Faden horizontal um den Bulbus gelegt. Die Insertionen wurden durch diesen Faden in je ein oberes und unteres Stück geteilt und die einzelnen Teilstücke gemessen. Endlich wurde noch für die Insertionen von Externus und Internus der Bogenabstand gemessen vom Hornhautrande einerseits, von der Eintrittsstelle des Sehnerven andererseits und zwar jeweils für die Mitte der Insertion. Zu diesem Zwecke wurde ein schmaler dünner Papierstreif horizontal um den Bulbus gelegt, so dass derselbe der Sklera überall dicht anlag; an den betreffenden Messungspunkten, nämlich Insertionsmitte, Optikus und Hornhautrand wurden dann mit der Schere kleine Einschnitte in den Papierstreif gemacht. Der Papierstreif wurde dann auf einen feinen Massstab gelegt und die entsprechenden Entfernungen wurden hier abgelesen. Kleine Fehler waren bei diesen Messungen selbstverständlich nicht ganz zu vermeiden. Für die beiden Obliqui wurde auch noch der Abstand der Insertionsendpunkte von dem Äquator und von dem Horizontal- bezw. von dem Vertikalmeridian bestimmt.

Zunächst wurde die Form und Grösse des Auges des Neugeborenen festgestellt mit besonderer Berücksichtigung des Ver-

haltens der Muskel-Insertionen. Im ganzen kamen 14 Augen von Neugeborenen im Alter von 1—5 Tagen zur Untersuchung. In allen Fällen handelte es sich um ausgetragene Kinder, deren Gewicht und Körperlänge den Durchschnittswerten entsprach. Die Augen waren in Müllerscher Flüssigkeit gehärtet und sämtlich in der Form gut erhalten. Von den bei diesen 14 Fällen erhaltenen Messungswerten wurden jeweils die Mittelzahlen berechnet. Sodann wurden in gleicher Weise 5 Augen von emmetropischen Erwachsenen untersucht, deren Refraktion intra vitam bestimmt worden war und auch hier die Mittelzahlen berechnet. Ein Vergleich der bei beiden Untersuchungsreihen erhaltenen Mittelwerte ergab das Mass des Gesamtwachstums des Auges.

Um nun weiter zu erfahren, wie sich das Wachstum des Auges auf die verschiedenen Lebensabschnitte verteilt, wurde eine grössere Anzahl von Augen kindlicher und jugendlicher Individuen der verschiedensten Lebensalter untersucht und das Verhältnis ihrer Masse zu denen des Neugeborenen berechnet und zwar in der Weise, dass das betreffende Mass des Neugeborenen gleich 1 gesetzt wurde.

Das Ergebnis der Untersuchungen, bei welchen mich mein früherer Assistent, Herr W. Ottinger, unterstützte, soll in drei Abschnitten mitgeteilt werden.

Im ersten Abschnitt wird Volumen und Gewicht des Bulbus behandelt, im zweiten Durchmesser und Umfang desselben, je nach drei Dimensionen und im dritten Abschnitt das Verhalten der Muskel-Insertionen.

I. Volum und Gewicht des Bulbus.

Über Volum und Gewicht des Auges in den verschiedenen Lebensperioden finden sich in den Lehrbüchern[1]) u. a. folgende Angaben:

Nach Meckel[2]) ist der Augapfel früher verhältnismässig grösser als in späteren Lebensperioden, die Hornhaut ist beim Fötus noch einmal so dick als beim Erwachsenen.

Eingehende Angaben über Form, Grösse und Gewicht des Auges bei Erwachsenen und Kindern finden sich bei Sömmering[3]). Was die Form des Auges betrifft, so heisst es daselbst:

„Der Apfel ist von vorn nach hinten etwas zusammengedrückt, was im Einklang mit der Wirkung der geraden Augenmuskeln steht, und zweitens schief von aussen oben nach unten innen kürzer und mehr komprimiert, als wie in der entgegengesetzten Richtung.

„Das Volum des Apfels beträgt nach Krause ungefähr $^1/_3$ Kubik-Zoll, doch ist seine Grösse Schwankungen unterworfen. Es wird darauf aufmerksam gemacht, dass die Grösse des Auges beim Lebenden oft falsch taxiert wird. Auf diese scheinbare Grösse haben Einfluss die tiefere oder oberflächlichere Lage des Apfels, die mit der Grösse des Fettpolsters in Verbindung steht, die Weite der Augenlidspalte (je grösser sie ist, desto grösser scheint der Augapfel zu sein und umgekehrt), die Länge der Bindehautfalte, und endlich die Grösse der Hornhaut, welche zuweilen grösser ist im Verhältnis zur Sklerotika, als gewöhnlich und dann den Schein eines grösseren Bulbus macht.“ Weiter heisst es daselbst:

„Das absolute Gewicht fand ich in unserer Gegend ohne die Augenmuskeln und den Sehnerven = 6600—8200 mg, Krause 104—128 Gran (= 6240—7680 mg), Petit 142 Gran = 8520 mg (wobei aber wohl der Sehnerv ist). Nicht so selten ist bei Erwachsenen, selten bei Kindern der eine Apfel um einen Gran schwerer als der andere, der dann wohl der fernsichtigere sein möchte. Der Augapfel scheint auch um so grösser, schwerer, kräftiger zu werden, je südlicher die Menschen; wenn der Apfel eines Europäers 133 Gran = 7980 mg wiegt, so wiegt ein Negerauge 142 Gran = 8520 mg; die Dicke und Schwärze des eisenreichen Pigments geben hierbei wohl den Grund mit ab.“

Das spezifische Gewicht wird zwischen 1,022 und 1,032 angegeben.

---

1) Die nachfolgende Litteraturzusammenstellung will keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben, sie enthält nur die Angaben derjenigen Werke, welche mir zugänglich waren.

2) Meckel, Menschl. Anat. 1820. Bd. IV, pag. 105 ff.

3) Samuel Thomas v. Sömmering, Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen. Umgearbeitet und beendigt von E. Huschke 1844.

Bezüglich der Geschlechtsverschiedenheiten wird angegeben, dass das weibliche Sehorgan im allgemeinen kleinere absolute Maasse, als das männliche hat, aber nicht durchgängig; namentlich findet sich das Umgekehrte bei den Thränenwerkzeugen und einzelnen Augenmuskeln.

Im Durchschnitt könne man sagen, dass das Auge zum Gewicht des ganzen Körpers ein günstigeres Verhältnis beim Mann habe. Ein männliches Auge wiegt nach Sömmering 8200, ein weibliches 6600 mg, das männliche ist also um 1600 mg schwerer. Das Verhältnis des Auges zum Körpergewicht wird beim Mann von Sömmering berechnet = 1:5216 bis 1:10470, beim Weib = 1:5816 bis 1:11621, woraus ersichtlich ist, dass der weibliche Augapfel ein kleinerer Teil des Körpers ist, als der männliche.

Dieses Resultat erschien Sömmering selbst unerwartet, insofern das weibliche Auge so viele andere Eigenschaftes des kindlichen Auges teilt, ebenso wie der ganze Körper des Weibes so viel Ähnlichkeit mit dem kindlichen hat. Das ganze weibliche Auge ist aber grösser als das männliche im Verhältnis zum Gesicht und stimmt wenigstens hierin mit dem kindlichen Auge überein. Am weiblichen Auge, wird angegeben, sind die Häute zarter, die Hornhaut ist flacher und kleiner als die männliche.

Das Auge ist in seinem wesentlichen Bau schon vor der Geburt vollendet. Seine erste Entwickelung fällt in so frühe Zeit, dass nach der Geburt sich nur das Verhältnis seiner Teile ändert, aber kein eigentlich neues Organ entsteht. Es ist beim Embryo von so bedeutendem Umfang, dass sich auch für das Neugeborene und Kind gegen den Zustand des Erwachsenen ein günstiges Grössenverhältnis erwarten lässt.

In der That sieht man dies sowohl am Volum, als Gewicht, die verhältnismässig zum Körper viel grösser sind, wie folgende Wägungen beweisen:

Bei einem neugeborenen Knaben von 1900 g wog der Augapfel 2200 mg und stand also im Verhältniss wie 1:864 zum Körpergewicht, während dasselbe bis zu erwachsenem Alter zu $6^1/_2$—$8^1/_2$ g ausgewachsen ist, also nur um das 3 oder 4 fache, der Körper hingegen um das 30—40 fache, sein Wachstum also vom übrigen Körper um das 10 fache übertroffen wird und sich das Verhältnis in das von 1:8549 umwandelt.

Wie das Wachstum allmählich abnimmt, ersieht man an folgenden von dem Gewicht entnommenen Zahlen: Es wächst

von der Geburt bis zu $1^1/_2$ Jahren wie 1:1,932,
von da bis zum 5. Jahre wie 1:1,467,
von da bis zum 12. Jahre wie 1:1,105,
von da bis zum erwachsenen Zustand
des Weibes wie 1:1,100,
des Mannes wie 1:1,366.

„Hiernach würde es in den Pubertätsjahren wieder ein etwas besseres Wachstum erfahren als im Verlaufe der Kindheit, wo es immer langsamer zunimmt.“

„Im höheren Alter nimmt Volum und Gewicht im allgemeinen ab.“ Mehr-

mals wurden die Augen älterer Männer vom Gewicht des weiblichen Geschlechts, nämlich = 6600 mg, gefunden.

Bei Ed. von Jäger[1]) finden sich über die Form und Wachstumsverhältnisse der kindlichen Augen folgende Angaben:

Die Augen Neugeborener zeigen im allgemeinen einen grossen Unterschied in ihren äusseren Durchmessern entsprechend der Verschiedenheit ihres Umfanges, da einzelne Kinder kleine, andere bedeutend grössere Bulbi besitzen; der Unterschied jedoch der einzelnen Durchmesser unter sich in demselben Auge ist bei weitem nicht so auffallend als wie bei Erwachsenen. Der Bau des Auges Neugeborener (überhaupt des Kindesauges) ist mehr gleichförmig. Dieser Bau bleibt gewöhnlich nur kurze Zeit unverändert, indem das Auge gleichzeitig mit den übrigen Organen sich mehr und mehr entwickelt, an Grösse besonders durch Entwickelung der hinteren Hemisphäre gewinnt. Die Entwickelung des Auges zu jener in späteren Lebensperioden charakteristischen, individuell abweichenden Form beginnt gewöhnlich mit dem vierten und fünften Lebensjahre und findet oft in den späteren Entwickelungsperioden des menschlichen Körpers, im 12., 15. bis 18. Lebensjahr und später ihren völligen Abschluss."

„Bei dieser Ausbildung des Auges tritt gleich wie bei den übrigen Organen als wesentlich bestimmendes Moment vor allem die ursprüngliche Anlage hervor, wenn auch hier die Einwirkung verschiedener, auch äusserer Momente, besonders durch ihren Einfluss auf die Funktion des Sehorgans sich deutlich ausprägt."

Nach Henle[2]) schwankt das Gewicht des Bulbus zwischen 6,3 und 8 g. Das Volum beträgt etwa 1/3 Kubik-Zoll. Das Auge der Frau ist im allgemeinen, jedoch nicht ohne Ausnahme, kleiner als das des Mannes. Henle giebt an, dass Schneyder das Gewicht beider Bulbi bei einem fünf Monate alten Kinde zu 8,42, bei einem 12jährigen Knaben zu 15,86 g bestimmte.

Auch bei Hoffmann[3]) findet sich die Angabe, dass das Auge der Frau um ein Unbedeutendes kleiner sei als dasjenige des Mannes. In betreff des Wachstums wird bemerkt, dass das Auge des Kindes von der Geburt bis zum ersten Jahr nicht unbeträchtlich wächst, dass es dann in den nächsten Lebensjahren nur wenig seine Grösse ändere, aber zur Zeit der Pubertät wieder mehr zunehme, und sich nun auf der alsdann erlangten Grösse erhalte.

Bei Merkel[4]) findet man über die Wachstumsverhältnisse des Auges die Angabe, dass „Das kindliche Auge verhältnismässig sehr gross ist, Durchmesser nur wenig Millimeter geringer als beim Erwachsenen, auch

---

1) Über die Einstellung des dioptr. Apparates im menschlichen Auge. 1861.

2) Henle, Handb. d. Anatomie. 1866. Bd. II, pag. 586 u. 588.

3) Hoffmann, Lehrb. d. Anatomie. 1872. Bd. II, pag. 1384.

4) F. Merkel, Makrosk. Anatomie. Handbuch der ges. Augenheilkunde. Herausgegeb. von A. Gräfe u. Th. Sämisch. 1874.

sind die verschiedenen Durchmesser einander ähnlicher, das jugendliche nähert sich also mehr der Kugelform (Jäger, Sappey).

„Das Volumen des Auges ändert sich bis zum 14.—15. Jahr nur wenig, dann bekommt es rasch seine definitive Grösse“ (Sappey).

„Was das Gewicht des Bulbus anlangt, so wird es von verschiedenen Beobachtern ziemlich gleichmässig angegeben. C. Krause findet ihn 6,2 bis 7,6 g schwer, Huschke giebt die Zahl 6,6—8,2 g, Henle 6,3—8,0, Sappey 7—8. Man wird also dem Mittelwert ziemlich nahe kommen, wenn man dafür die Zahl 7,0 annimmt. Sappey erwähnt noch, dass die beiden Augen eines und desselben Individuums um mehrere Gran differieren können. Es möchte jedoch hier die mehr oder minder reinliche Präparation ausschlaggebend sein.“

Erwähnt wird auch noch, dass die Geschlechtsunterschiede im allgemeinen gering sind, das Auge der Frau ist kleiner als das des Mannes (Zinn u. a.).

R. Greeff[1]) citiert Fuchs, welcher angiebt, dass man auf den ersten Blick die Verschiedenheit zwischen dem Wachstum des ganzen Skeletts einerseits und des Gesichts-Skeletts andererseits erkennt. Das Wachstum des ganzen Körpers erfolgt im ersten Jahr rascher, dann langsamer bis zum 20. Lebensjahr, wo die volle Körpergrösse erreicht ist. Das Gesicht hingegen und speziell die Orbita wächst unverhältnismässig rasch in den ersten zwei Lebensjahren. Bei dreijährigen Kindern ist die Orbita nicht mehr viel kleiner als beim Erwachsenen.

Greeff bestätigt dies, nur gilt nach ihm das, was von dem Wachstum der Orbita gesagt wird, genauer nur von dem des Orbitaeinganges. „Man kann sich leicht überzeugen und es ist überraschend, dass, wenn man ein dreijähriges Kind neben die Mutter stellt, die Augen beider ungefähr gleich gross sind.“ Ganz anders gestaltet sich dies Verhältnis aber, wenn man die Augen enukleieren würde. Das kindliche Auge in toto ist sodann bedeutend kleiner als das des Erwachsenen. Es findet also offenbar doch noch lange Zeit ein Wachstum des Auges statt, aber merkwürdigerweise nur nach hinten zu. Dieser Beobachtung entsprechen die Befunde an Schädeln. Der Orbitaeingang ist bei Kindern frühzeitig zu maximaler Grösse entwickelt und es findet von da ab noch ein bedeutendes Wachstum der Augenhöhle in die Tiefe statt. Das Kinderauge ist also ein auffallend grosses, weitgeöffnetes und rundes Auge. Die Grösse wird verursacht durch die Grösse der Hornhaut, die weite Öffnung und Rundung durch relative Kürze und die Elasticität der Lider.

In H. Vierordts[2]) anatomischen Daten und Tabellen wird das Gewicht der beiden Augen beim Neugeborenen männl. = 9,0 angegeben und

	weibl.	= 6,0,
bei 22jähriger Frau (nach E. Bischoff)		= 13,5 (mit Sehnerv),
bei 33jährigem Mann „ „		= 12,5 „ „
bei Mann zw. 30—45 Jhr. (nach G. v. Liebig)		= 13,9
bei Erwachsenen (nach Krause)		= 6,3—7,8 (für ein Auge).

1) R. Greeff, Studien über die Plastik d. menschl. Auges d. Antike. Arch. f. Anat. 1892.

2) Herm. Vierordt, Anatom. physiol. u. anatom. Daten und Tabellen zum Gebrauche für Mediziner. II. Aufl., 1893, S. 27 u. f.

Als absolutes Gewicht der Augen des Neugeborenen wird pag. 29 angegeben 7,5 g, beim Erwachsenen 13,7. Bezogen auf das Gesamtgewicht (3,1 beim Neugeborenen und 66,2 K beim Erwachsenen) beträgt

beim Neugeborenen das Gewicht der Augen 0,24 % des Gesamtgewichtes,
„ Erwachsenen „ „ „ „ 0,02 % „ „

Der männliche Gesamtkörper wiegt das 21 fache von dem des Neugeborenen, die Augen wachsen um das 1,8 fache.

Das Volumen des Auges wird = 6,6 ccm angegeben (pag. 103).

Was meine eigenen Untersuchungen betrifft, so fand ich das Gewicht des Auges des Neugeborenen im Mittel von 14 Fällen = 2290 Milligramm (Maximum = 2800, Minimum = 1900); das Volum im Mittel = 2185 (Maximum = 2710, Minimum = 1810).

Das Gewicht von 5 emmetropischen Augen Erwachsener betrug im Mittel: 7448 Milligramm (Maximum = 8250, Minimum = 6720); das Volum im Mittel 7180 (Maximum = 7930, Minimum = 6500).

Von diesen 5 emmetropischen Augen waren 3 von Männern und 2 von Frauen. Von diesen beiden letzteren war das eine mit 8250 Milligramm das schwerste, das andere mit 6720 das leichteste.

Wie das Gewicht der Augen der Neugeborenen sehr verschieden gefunden wurde, so auch das Gewicht des emmetropischen Auges beim Erwachsenen. Letzteres kann nicht auffallend erscheinen, denn Grösse und Länge und dann auch das Gewicht des emmetropischen Auges können sehr verschieden sein[1]), Achsenlänge und optisches System müssen nur jeweils in der Relation zu einander stehen, dass parallel auffallende Strahlen auf der Netzhaut zu einem Bildpunkt vereinigt werden. Ein grosses Auge mit schwächerem optischen System und ein kurzes Auge mit stärkerem optischen System können beide emmetropisch sein.

1) Schnabel und Herrnheiser, Über Staphyloma postic., conus und Myopie. Zeitschr. f. Heilkunde, XVI. Bd. 1895.

Tabelle I.

Zunahme des Gewichtes (resp. des Volums) des Auges bis zum ausgewachsenen Zustand.

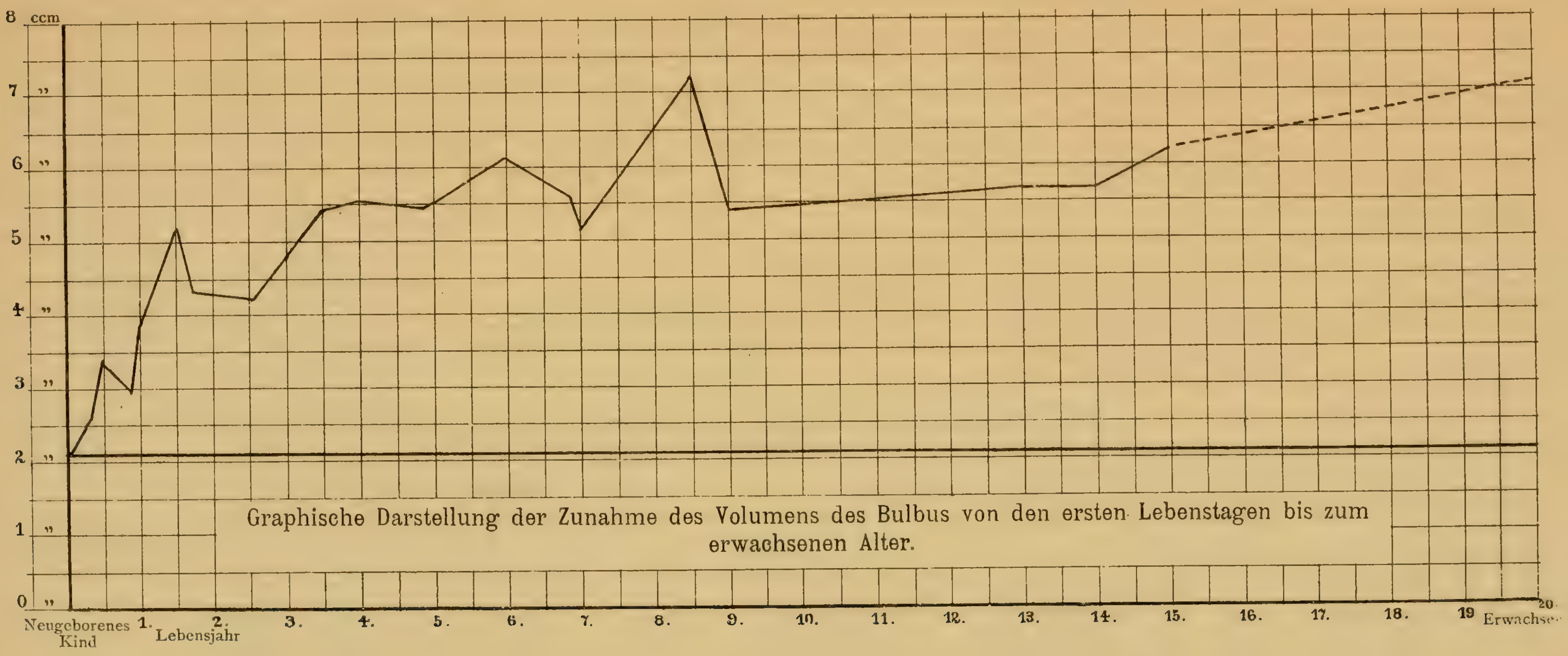
Nähere Bezeichnung	Gew.	Volum.	Wird das Gewicht resp. Volum des Auges beim Neugeborenen gleich 1 gesetzt, so erhält man die folg. Verhältniszahlen, die das Wachstum ausdrücken. Gewicht	Volum
Neugebor. Kind. Mittel:	2290	2185	1 :	1 :
20 Tage altes Kind, LA	2430	2310	1,017	1,052
Knabe, 2 Monate, R	2700	2600	R : 1,179	RA : 1,189
L	2610	2500	L : 1,139	LA : 1,144
— 3 Monate, R	3480	3340	RA : 1,519	RA : 1,524
L	3490	3350	LA : 1,524	LA : 1,528
— 11 Monate, R	2990	2850	RA } 1,305	RA } 1,304
L	2990	2850	LA } 1,305	LA } 1,304
Knabe, 1 Jahr, L	4050	3880	1,768	1,775
Knabe, 1 1/2 Jahr, R	5340	5160	2,331	2,361
Knabe, 1 3/4 „ L (Bulbus hat Dellen)	4580	4390	2,0	2,009
Mädchen, 2 1/2 Jahr, L	4440	4280	1,939	1,958
Knabe, 3 1/2 Jahr, RA	5700	5420	2,489	2,480
Knabe, 4 „ RA	5780	5590	2,524	2,558
Knabe, 4 3/4 „ LA	5650	5470	2,467	2,503
Kind, 6 „ RA	6400	6180	2,794	2,828
Mädchen, 6 3/4 Jahr, LA	5760	5580	2,515	2,553
Knabe, 7 „ RA	5330	5150	RA : 2,327	RA : 2,357
Knabe, 7 „ LA	5280	5100	LA : 2,305	LA : 2,334
Mädchen, 8 „ RA				
Knabe, 8 1/2 „ RA	7305	7105	3,189	3,251
Knabe, 9 „ RA	5570	5340	2,432	2,443
Mädchen, 13 „ LA	5950	5700	2,598	2,608
Knabe, 14 „ RA	5940	5720	2,593	2,617
LA	5870	5650	2,563	2,585
Knabe, 15 „ RA	6500	6250	2,838	2,864
Erwachsener (Mittel)	7448	7180	3,252	3,292

Tabelle II.

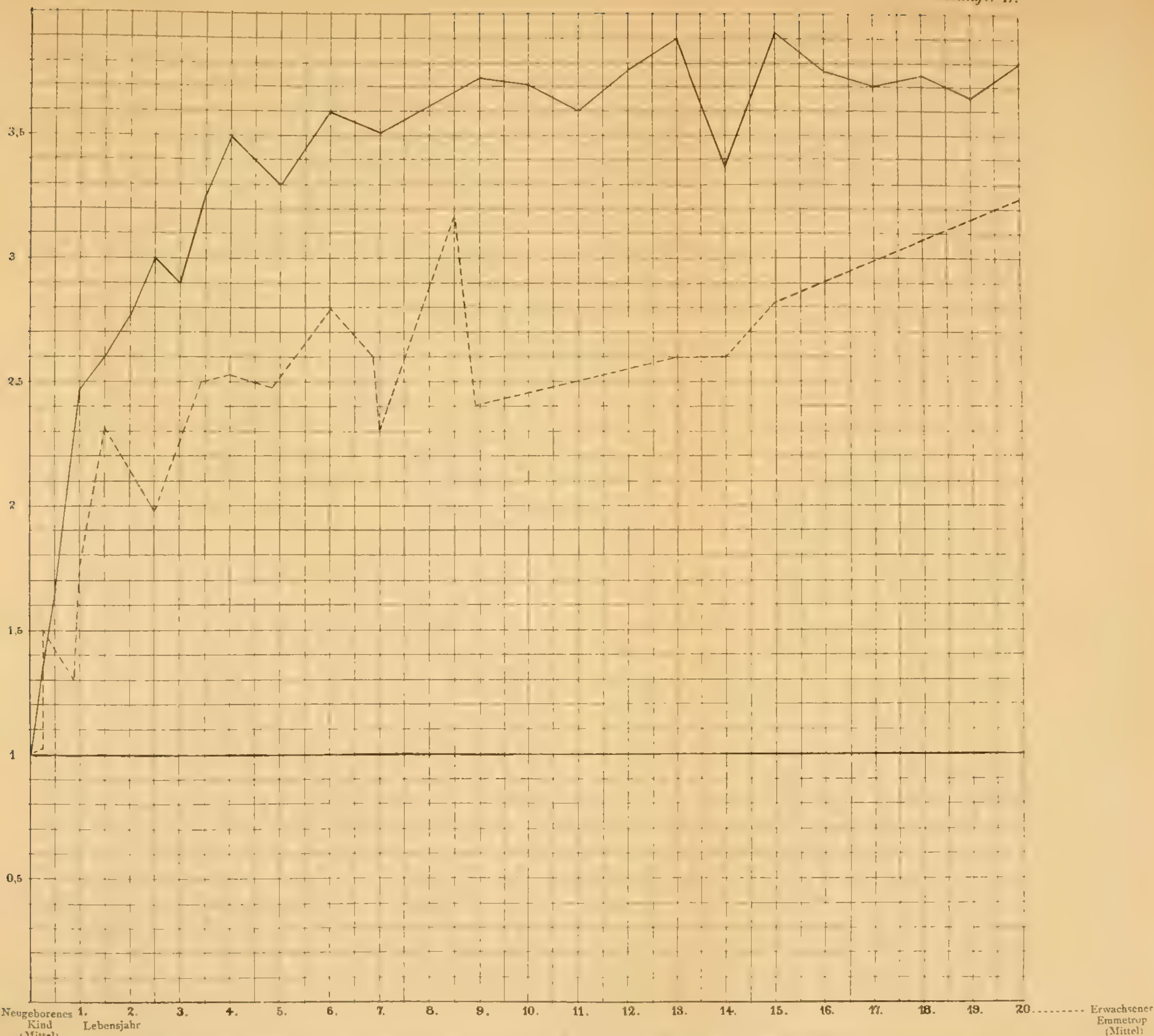
Prozentarische Zunahme des Volums des Auges.

Nähere Bezeichnung mit Alterangabe	Volumzunahme	Wird das Gesamtwachstum = 100 gesetzt, so beträgt das Wachstum in Prozenten:
Neugeborenes Kind	—	—
Kind, 20 Tage alt	125	2,5
Knabe, 2 Monate alt, R	415	8
L	315	
Kind, 3 Monate alt, R	1155	23
L	1165	
Kind, 11 Monate alt, R	665	13
L	665	
Knabe, 1 Jahr alt, L	1695	34
Knabe, 1 1/2 Jahr alt, R	2875	57
Knabe, 1 3/4 Jahr alt, L	2205	44
Mädchen, 2 1/2 Jahr alt, L	2095	42
Knabe, 3 1/2 Jahr alt, R	3235	65
Knabe, 4 Jahr alt, R	3405	70
Knabe, 4 3/4 Jahr alt, L	3285	66
Kind, 6 Jahr alt, R	3995	80
Mädchen, 6 3/4 Jahr alt, L	3395	68
Knabe, 7 Jahr alt, R	3365	67
L	3315	66
Mädchen, 8 Jahr alt, R	—	
Knabe, 8 1/2 Jahr alt, R	4920	98
Knabe, 9 Jahr alt, R	3155	63
Mädchen, 13 Jahr alt, L	3515	70
Knabe, 14 Jahr alt, R	3535	71
L	3465	70
Knabe, 15 Jahr alt, R	4065	81
Erwachsener Emmetrop	4995	100

Curventafel I.



Curventafel II.



Graphische Darstellung des Wachsthums von Auge und Gehirn (Gewicht), wenn das betr. Maass des Neugeborenen = 1.0 gesetzt wird. (Werthe des Gehirns nach Vierordt.)

(Die punktirte Linie bezieht sich auf das Auge, die ausgezogene Linie auf das Gehirn).

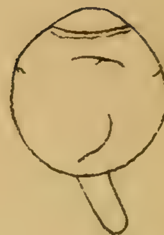
Rechtes Auge.

No. 100. Neugeborenes Kind, Wöchn. Asyl.


oben


unten


innen


aussen

Rechtes Auge.

No. 289. L. (männl. Kind) 2 Monate alt.


oben


unten


innen


aussen

Linkes Auge.

No. 322. August W., 1 Jahr alt.


oben


unten


innen

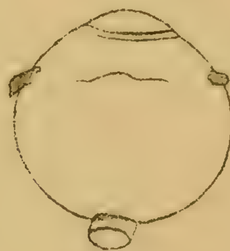

aussen

Rechtes Auge.

No. 291. Camillus H., $1^1/_2$ Jahr alt.


oben


unten


innen


aussen

Rechtes Auge.

No. 295. E., 6 Jahre alt.


oben


unten


innen


aussen

Linkes Auge.

No. 303. Marie P., 13jährig. Mädchen.


oben


unten


innen

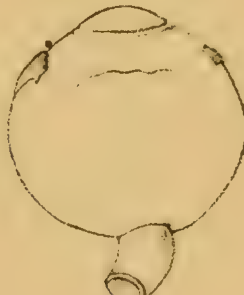

aussen

Rechtes Auge.

No. 119. Prisca V., Erwachsener Emmetrop. Refraction zu Lebzeiten bestimmt.


oben


unten


innen


aussen

KGL. UNIVERSITÄTSDRUCKEREI VON H. STÜRTZ, WÜRZBURG.

Tabelle III.

Das Wachstum des Auges im Vergleich mit dem Wachstum des Gehirns und des Gesamtkörpers (Maasse des Neugeborenen = 1,0).

Alter	Gesamtkörper	Gehirn	Auge
Neugeborenes Kind	1.	1.	1.
20 Tage bis 1 Monat	1.10	1.22	1.017
2 Monate	1.44	1.44	1.159
3 Monate			1.522
4, 5, 6 Monate	1.91	1.69	
7, 8, 9 Monate	2.39	1.94	
10, 11 Monate	2.65	—	1.305
1 Jahr	2.90	2.48	1.768
1 1/4 Jahr	2.89	2.01	—
1 1/2 "	3.12	2.67	2.331
1 3/4 "	3.27	2.83	2.0
2 "	3.55	2.69	—
2 1/2 "	3.52	3.04	1.939
3 "	4.03	2.91	—
3 1/2 "	—	3.28	2.489
4 "	4.52	3.49	2.524
4 3/4 "	—	—	2.467
5 "	5.13	3.32	—
6 "	5.74	3.57	2.794
6 3/4 "	—	—	2.515
7 "	6.35	3.54	2.316
8 "	6.97	3.62	—
8 1/2 "	—	—	3.189
9 "	7.58	3.74	2.432
10 "	8.13	3.70	—
11 "	8.71	3.57	—
12 "	9.35	3.78	—
13 "	10.68	3.90	2.598
14 "	11.97	3.38	2.578
15 "	13.29	3.91	2.838
16 "	14.81	3.77	—
17 "	16.03	3.70	—
18 "	17.39	3.73	—
19 "	18.58	3.67	—
20 "	19.19	3.79	
21 "	19.74	3.71	
22 "	20.29	3.54	3.252
23 "	20.81	3.66	
24 "	—	3.74	
25 "	21.36	3.76	

Zahlen für Körpergewicht und Gewicht des Gehirns nach Vierordt (Daten und Tabellen für Mediziner 1893. — Seite 24).

Werden die bei neugeborenen und bei erwachsenen Emmetropen gefundenen Mittelwerte mit einander verglichen, so ergiebt dieser Vergleich, dass das Gewicht des Auges bis zum ausgewachsenen Zustand um das 3,252fache und das Volum um das 3,292fache zunimmt.

Inwiefern die von mir gefundenen Werte von früheren Angaben abweichen, geht aus den vorstehenden Litteraturangaben hervor.

Tabelle I zeigt, wie sich das Gesamtwachstum auf die einzelnen Lebensjahre verteilt. Es ist aus derselben ersichtlich, dass das rascheste Wachstum in den ersten Lebensjahren stattfindet, noch anschaulicher geht dies aus der Kurventafel I hervor, welche das Wachstum des Volums darstellt. Auf der horizontalen ist das Lebensalter aufgetragen und auf der vertikalen das Volum in Kubikmillimeter. Dass die Kurve vielfach Sprünge macht, auf und absteigend, kann nicht auffallend erscheinen, da die Zahl der untersuchten Fälle eine relativ kleine ist und individuell offenbar grosse Verschiedenheiten vorkommen. Sehr auffallend ist, dass bei einem $8^1/_2$jährigen Knaben das Volum = 7105 war, somit beinahe dem Durchschnittswert beim Erwachsenen gleichkam, es war mir in diesem Fall bei der Sektion gleich aufgefallen, dass der Knabe, der an Sarkom des Oberschenkels litt, für sein Alter ganz aussergewöhnlich stark entwickelt war.

In Tabelle II ist die prozentarische Zunahme des Volums des Auges in den verschiedenen Lebensjahren angegeben.

Wie bekannt, wächst das Gewicht des Gesamtkörpers etwa um das 21fache, das Gesamtwachstum des Auges betrug nach meinen Untersuchungen nur das 3,252fache. Sehr auffallend ist die Ähnlichkeit des Wachstums des Auges mit dem des Gehirns, das nach Vierordt um das 3,76fache zunimmt. Diese Ähnlichkeit ist noch auffallender, wenn man das Wachs-

tum beider in den verschiedenen Lebensabschnitten mit einander vergleicht; beide zeigen annähernd parallel gehend das rascheste Wachstum in den ersten Lebensjahren. Aus Tabelle III und Kurventafel II (cf. Taf. XXXI) ist ersichtlich, in welcher Weise bei beiden sich das Gesamtwachstum auf die einzelnen Lebensjahre verteilt. Auf Kurventafel II stellt die punktierte Kurve das Wachstum des Auges, die ausgezogene Linie das Wachstum des Gehirns dar. Der Abschluss für das Wachstum des Gesamtkörpers wird gewöhnlich in das 25. Lebensjahr verlegt, das Wachstum von Auge und Gehirn dürfte meist schon früher beendigt sein. Wegen der vorkommenden vielen individuellen Verschiedenheiten bietet die Feststellung der Wachstumsgrenze des Auges nicht unerhebliche Schwierigkeiten. Nur durch sehr umfangreiche Untersuchungen lässt sich diese Frage der Lösung zuführen.

Mit Rücksicht auf den innigen genetischen Zusammenhang, der zwischen Gehirn und Auge besteht, erscheint das ziemlich parallel gehende Wachstum beider von ganz besonderer Bedeutung. Trotzdem dass an dem entwickelten Auge der von der primären Augenblase abstammende Teil verhältnismässig nur gering ist, scheint dieser, wenn auch kleine, so doch physiologisch wichtigste Teil von ausschlaggebender Bedeutung für das Wachstum des gesamten Organs zu sein.

II. Durchmesser und Umfang des Auges.

Nachdem das Gesamtwachstum des Auges von der Geburt an bis zum ausgewachsenen Zustande festgestellt war und nachdem ermittelt worden, wie sich das Gesamtwachstum auf die einzelnen Lebensjahre verteilt, blieb noch zu untersuchen, wie die einzelnen Durchmesser des Auges während des Lebens zu-

nehmen, insbesondere war zu untersuchen, ob die verschiedenen Durchmesser gleichmässig wachsen, so dass die bei der Geburt bestehende mitgebrachte Form des Auges während des Lebens erhalten bleibt, — oder ob die verschiedenen Durchmesser des Auges ungleichmässig wachsen und die definitive Form des normalen emmetrop. Auges des Erwachsenen sich erst im Laufe des Lebens herausbildet.

Von verschiedenen Seiten wird hervorgehoben, dass letzteres der Fall sei. Das Auge des Neugeborenen und auch das des Kindes soll mehr rundlich sein, die verschiedenen Durchmesser sollen einander ähnlicher sein als beim Auge des Erwachsenen. Ehe das Ergebnis meiner Untersuchungen mitgeteilt wird, sei es gestattet, eine kurze Zusammenstellung der Angaben über die Durchmesser des wachsenden und ausgewachsenen Auges zu geben, die man in den Lehrbüchern findet.

Ausführliche Angaben über Form und Durchmesser des Auges finden sich, wie oben schon angeben, bei Sömmering[1]). Es heisst daselbst pag. 653:

„Der Augapfel ist von vorn nach hinten etwas zusammengedrückt, was im Einklang mit der Wirkung der geraden Augenmuskeln steht, und zweitens schief von aussen oben nach unten innen kürzer und komprimiert. Die Grösse der verschiedenen Durchmesser entspricht im allgemeinen auch den gleichen Durchmessern der Augenhöhle, die ansehnlichsten Durchmesser liegen daher diagonal, d. h. mit ihren Endpunkten in den Zwischenräumen der geraden Augenmuskeln. Der äussere kleine Diagonaldurchmesser liegt vom Zwischenraum des äusseren und oberen zum Zwischenraum des inneren und unteren geraden Augenmuskels und ist meistens um $^{1}/_{10}$—$^{3}/_{10}$''' länger als die Augenachse.“ Der innere grosse Diagonal-Durchmesser liegt ungefähr senkrecht auf dem äusseren kleinen und hat eine Länge von 11—11 $^{1}/_{3}$''', ist also der längste von allen, selbst die Augenachse nicht ausgenommen. Der senkrechte Durchmesser ist der äusseren Augenachse meistens gleich oder um $^{1}/_{10}$ - $^{1}/_{3}$''' kürzer. Der äussere Querdurchmesser ist der Achse beinahe gleich.“

Bei den Angaben, welche von Sömmering über die Länge der Augenachsen gemacht werden, ist zu beachten, dass die von Sömmering angegebenen Masse sich bald auf die Sehachse, bald auf die Sehnervachsen be-

1) l. c.

ziehen. Achsen nennt Sömmering die Durchmesser von vorn nach hinten; „es sind ihrer zwei, die Sehachse und die Sehnervenachse. Die Sehachse oder Augenachse teilt man in eine äussere und eine innere. Die äussere Achse ist die gerade Linie, welche von der Mitte der vorderen Hornhautfläche zum Mittelpunkt der hinteren Wölbung der Sclerotica (innerlich durch den gelben Fleck der Netzhaut) gezogen wird. Sie ist die optische Achse und ihre Länge beträgt 10,2—11‴, häufiger aber unter 11‴ nach Krause (nach anderen selbst 11 /3‴ schon bis zur Netzhaut, so dass sie dann mit der Dicke der Häute auf 1 Zoll steigen würde)". „Die innere Sehachse erstreckt sich von der Mitte der hinteren Fläche der Hornhaut bis zum Mittelpunkt der Vorderfläche der Netzhaut und beträgt 9—9,9‴, nach Krause $9^3/_4$ bis 10‴." „Die Sehnervenachse ist die gerade Linie, welche von der Eintrittsstelle des Sehnerven in die Sclerotica, also 1—1,2‴ nach innen vom hinteren Ende der Augenachse nach der Mitte, oder nach Krause nach dem äusseren Drittel der Hornhaut gezogen wird. Nach Krause schneidet sie sich mit der Sehachse unter einem Winkel von 20°." S. 790 giebt Sömmering eine Zusammenstellung der Durchmesser des Auges, die bei 13 Erwachsenen im Alter von 21—60 Jahren gefunden wurden.

Die äussere Achse betrug im Mittel:	10,56‴	Max. 11,05‴,	Min. 9,7‴.
Der quere Durchmesser betrug im Mittel:	10,56‴	Max. 11,9‴,	Min. 9,5‴.
„ senkrechte äuss. Durchm. betrug im Mittel:	10,433‴	Max. 10,8‴,	Min. 10,0‴.

In Betreff des Verhaltens der Durchmesser am wachsenden Auge wird angegeben, dass bei einem 6jährigen Knaben von Home Querdurchmesser, Sehnervenachse und Sehachse untereinander völlig gleich, nämlich $\frac{17^1/_2}{20}$ Zoll gefunden wurden. Beim 20jährigen Jüngling waren Querdurchmesser und Sehnervenachse gleich und betrugen $\frac{17^3/_4}{20}$, während die Sehachse etwas kleiner, nämlich = $\frac{17}{20}$″ gefunden wurde.

Es wird angenommen, dass Querdurchmesser und Sehnervenachse vom 6. bis 50. Jahre gleich bleiben, dagegen die Sehachse abnimmt. „Beim Greis findet man diese Achse regelmässig kürzer." „Nach Krause verhalten sich Achse und Durchmesser beim Neugeborenen zu denen des Erwachsenen ziemlich wie 7 : 9. Die Diagonalen unterscheiden sich noch nicht so merklich vom Querdurchmesser, obgleich auch hier die grosse Diagonale um 0,02 bis 0,03‴ länger zu sein pflegt, als die Achse." Ferner wird angegeben, dass die äussere Augenachse und der Querdurchmesser bei einem dreiwöchentlichen Kinde gleich $8^1/_3$‴, die Sehnervenachse gleich 8‴, bei einem $1^1/_2$jährigen Kinde die Sehachse gleich $9^1/_2$‴ gefunden wurde [1]).

Bei Holstein [2]) wird angegeben, dass der Augapfel ungefähr 1″ im Durchmesser hat und dass das Grössenverhältnis der einzelnen Durchmesser nicht

1) l. c. S. 187.

2) Holstein, Anatomie des Menschen. 1852. S. 186.

immer das Gleiche ist. Die Unterschiede sind jedoch gering; gewöhnlich sind die diagonalen Durchmesser die grössten, der senkrechte der kleinste und der quere ungefähr gleich dem geraden.

Eduard von Jäger[1]) giebt eine Zusammenstellung der Messungen, die er an 50 kindlichen Kadaveraugen im Alter von 4—10 Tagen vornahm. Jäger fand die Achsenlänge im Mittel = 17,49 mm, (Max. 19,1 mm, Min. 16,1 mm), den horizontalen Durchmesser im Mittel = 17,20 mm, den vertikalen Durchmesser im Mittel = 16,38 mm. Bei der Messung von 20 Augen Erwachsener, die im Alter zwischen 19 und 72 Jahren standen, fand Jäger im Mittel die Achse = 24,3 mm, den Horizontal-Durchmesser = 23,39, den vertikalen = 23,53 mm. Bei Jäger findet sich an anderer Stelle dann noch die weitere Angabe, dass die Achse der Augen Erwachsener im Durchschnitt von 80 Augen 24,3037 mm betrug, die Achse der Augen Neugeborener im Durchschnitt von 70 Augen 17,53 mm.

Von Henle[2]) werden die Messungswerte von Jäger angeführt. Ferner wird bemerkt, dass nach Sappey das Mittel der 3 Durchmesser für das männliche Auge um 0,5 bis 0,6 mm höher sei, als für das weibliche. Nach Sappey sollen die Durchmesser in den ersten Lebensjahren ziemlich gleich sein, 20 bis 21 mm betragen, „sie erhalten sich so bis zum Alter von 14—15 Jahren, und erreichen dann schnell ihr definitives Maass. Was die Durchmesser des Auges beim Erwachsenen betrifft, so wird bemerkt, dass der Sagittaldurchmesser fast 1 mm länger ist als der vertikale und transversale. Der sagittale beträgt im Mittel 24 mm (zwischen 23 und 26), der transversale übertrifft in der Regel um ein weniges (im Mittel 0,4 mm) den vertikalen.

Hoffmann[3]) führt die Messungswerte von Brücke und C. Krause an und erwähnt ferner die Maasse des schematischen Auges von Listing. Nach Letzterem ist

der sagittale	Durchmesser	24,53
„ vertikale	„	24,38
„ transversale	„	25,40

Nach Brücke ist die Achse: 23—26 mm, der grösste vertikale Durchmesser 21,5—26 mm, der grösste horizontale Durchmesser 22,8—26 mm.

Das von C. Krause bei 8 Messungen von Augen erwachsener Männer gefundene Mittel ist:

	Axe	24,27
vertikaler	Durchmesser	23,60
transversaler	„	24,32

Merkel[4]) giebt eine Zusammenstellung der von einer Reihe von Autoren gefundenen Messungswerte der Durchmesser des Auges beim Erwachsenen.

---

1) E. v. Jäger, Einstellung des dioptr. Apparates im menschl. Auge. 1861.

2) Henle, Handb. d. Anatomie. II. S. 588.

3) Hoffmann, Lehrb. d. Anatomie. II. Bd. 1872.

4) Handbuch d. ges. Augenhlkde. Herausgegeb. von Gräfe u. Sämisch. Makroskop. Anatomie von F. Merkel 1874. S. 44 u. 45.

	Die äussere Augenaxe,	der transversale	und der vertikale Querdurchmesser
wurden gefunden von Petit	24,7	24,1	24,1
von D. W. Sömmering	22,5	21,3	21,3
„ Tiedemann	23,6	22,2	22,2
„ Treviranus	23,4	24,7	24,7
„ Huschke	22,5	22,5	22,0
„ Krause	24,1	24,1	23,7
„ Brücke	24,5	24,9	24,4
„ Sappey	24,3	23,6	23,2
„ Jäger	24,3	23,6	23,4
„ Volkmann	24,7	24,2	—
„ Henle	24,0	23,5	23,1
„ F. Merkel schemat. Auge	24,3	23,6	—

Ferner sei aus der Zusammenstellung noch erwähnt, dass Jurin die Augenachse = 27, Arlt = 24, Rüte = 24,5 und Listing = 24,2 angiebt.

Was die Wachstumsverhältnisse des Auges betrifft, so findet sich daselbst — wie oben schon angegeben worden ist — die Bemerkung, dass das kindliche Auge verhältnismässig gross sei, dass seine Durchmesser nur wenige Millimeter geringer sind als beim Erwachsenen, auch seien die verschiedenen Durchmesser beim Kind einander ähnlicher, der jugendliche Bulbus nähere sich daher mehr der Kugelform. Nach Home waren bei einem 6jährigen Knaben sämtliche Durchmesser = 21,14.

Flemming[1]) giebt die äussere Augenachse = 24, die innere = 23 mm an, den grössten horizontalen Durchmesser im Äquator = 24,3.

In dem Handbuch der topographischen Anatomie führt Merkel[2]) im wesentlichen dieselben Maasse für die Durchmesser des Auges auf, wie im Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Gräfe-Sämisch.

Bei Vierordt[3]) wird die äussere Augenachse = 24, die innere = 23 mm angegeben, der grösste horizontale Durchmesser des Bulbus im Äquator = 24,3, der schräge Durchmesser = 24. Äquatorialer Umfang des Bulbus nach Merkel = 72,2.

Was meine Messungen betrifft, so wurden beim Neugeborenen die Durchmesser im Mittel von 14 Fällen gefunden

vertikal : 15,4 (Max. 17,0, Min. 14,5),
horizontal : 16,0 (Max. 17,75, Min. 14,5),
sagittal : 16,4 (Max. 17,5, Min. 15,75).

---

[1]) Flemming, Text zur Karte des menschl. Auges. 1887. S. 8.

[2]) Handb. d. topograph. Anatomie von F. Merkel. 1891.

[3]) Anatom. physiol. u. physikal. Daten und Tabellen von H. Vierordt, II. Aufl. 1893.

Fast ausnahmslos war die Reihenfolge die angegebene, der vertikale Durchmesser war der kleinste, der sagittale der grösste, nur bei zwei Augen war der horizontale ein wenig grösser als der sagittale, in allen Fällen war der vertikale Durchmesser der kleinste.

Wird die Grösse des vertikalen Durchmessers = 1 gesetzt, so verhalten sich beim Neugeborenen der vertikale, horizontale und sagittale Durchmesser wie 1,0 : 1,04 : 1,065.

Bei dem Erwachsenen wurden die Durchmesser im Mittel gefunden:

vertikal	= 23,70	In allen Fällen war der horizontale Durchmesser am grössten, in 3 Fällen waren vertikaler und sagittaler Durchmesser gleich.
horizontal	= 24,43	
sagittal	= 23,85	

Die Grösse des vertikalen Durchmessers = 1 gesetzt,
verhalten sich vertikal. : horizont. : sagittal. Durchmesser
wie 1,0 : 1,03 : 1,006.

Vergleicht man die entsprechenden Durchmesser des Auges vom Neugeborenen und Erwachsenen mit einander, so wächst

der vertikale Durchmesser	im Verhältnis	1 : 1,539,
„ horizontale	„ „ „	1 : 1,536,
„ sagittale	„ „ „	1 : 1,454.

Während der vertikale und horizontale Durchmesser ungefähr in gleichem Verhältnis wachsen, bleibt das Wachstum des sagittalen diesen beiden gegenüber etwas zurück.

Was die bei verschiedenen Autoren zu findende Angabe betrifft, das kindliche Auge nähere sich mehr der Kugelform, seine einzelnen Durchmesser seien einander ähnlicher, so ergeben meine Messungen durchaus keine Bestätigung hierfür, wenigstens nicht für das Auge des Neugeborenen; im Gegenteil geht aus denselben hervor, dass, wenn auch die absoluten Masse der einzelnen Durchmesser bei der Kleinheit des Auges um geringere Werte differieren, — die relativen Differenzen zwischen den

einzelnen Durchmessern beim Neugeborenen grösser sind als beim Erwachsenen.

Wenn Krause angiebt, die Durchmesser des Auges vom Neugeborenen und Erwachsenen verhielten sich wie 7 : 9, so geht aus den mitgeteilten Messungswerten hervor, dass

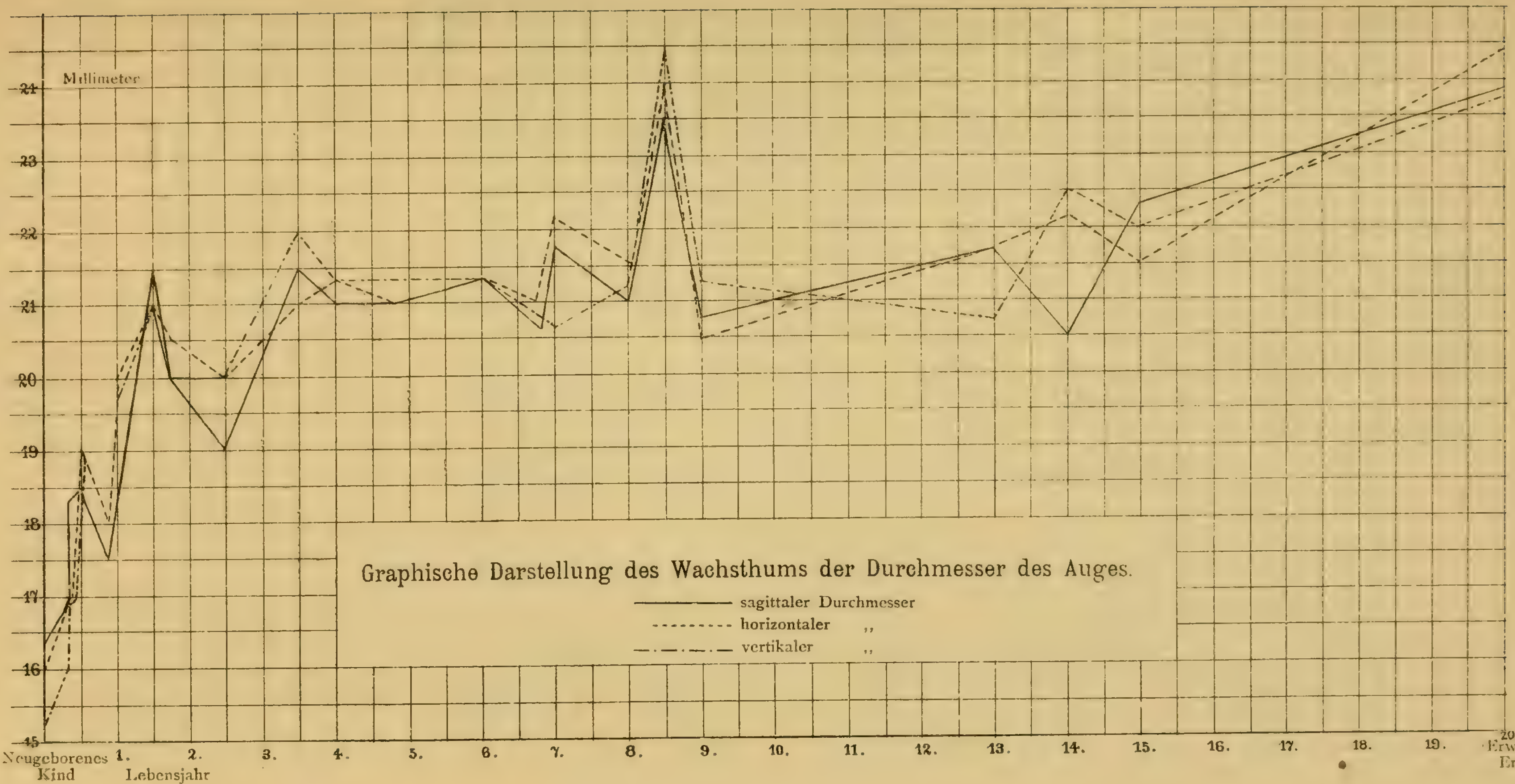
der Sagittal-Durchmesser wächst im Verhältnis von 7 : 10,19,
„ Horizontal- „ „ „ „ „ 7 : 10,69,
„ Vertikal- „ „ „ „ „ 7 : 10,76,

In Tabelle IV sind die Messungswerte der Durchmesser von kindlichen Bulbis verschiedenen Lebensalters zusammengestellt; in jedem einzelnen Fall ist das Wachstumsverhältnis der drei Durchmesser angegeben, bezogen auf die Grösse des betr. Durchmessers beim Neugeborenen, wenn dessen Grösse = 1 gesetzt wurde.

Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, dass im Allgemeinen der vertikale Durchmesser am raschesten wächst, der sagittale am langsamsten. Indem der bei der Geburt kleinste Durchmesser, (der vertikale) am raschesten wächst, der bei der Geburt grösste sagittale dagegen das langsamste Wachstum hat, kann es nicht auffallend erscheinen, dass an kindlichen Augen die Durchmesser unter einander ähnlicher gefunden werden, wodurch dasselbe eine mehr kugliche Form gewinnt; es gilt dies für kindliche Augen bis etwa zum neunten Lebensjahr, hier war die grösste Differenz der Durchmesser unter einander bei 10 Augen nur 0,5 mm, bei 2 Augen betrug sie nur 0,2 resp. 0,3 und bei einem sechsjährigen waren sagittaler, horizontaler und vertikaler Durchmesser einander völlig gleich und hatten eine Länge von je 21,3 mm. Bei älteren Kindern treten wieder grössere Differenzen hervor und zwar meist im Sinne der definitiven Form des Auges, bei welcher der horizontale Durchmesser den sagittalen übertrifft bezw. demselben gleichkommt, während der vertikale trotz des stetigen stärkeren Wachstums hinter den beiden anderen etwas zurückbleibt, was sich dadurch erklärt,

Tabelle IV.

	Durchmesser des Bulbus			Durchmesser - Verhältniszahlen (Durchmesser des Neugeborenen = 1.0)		
	sagittal	horizont.	vertikal	sagittal	horizont.	vertikal
Neugeborenes Kind (Mittel)	16.40	16.0	15.40	1.0	1.0	1.0
Kind, 20 Tage alt	16.75	16.75	16.0	1.021	1.046	1 039
Knabe, 2 Monate alt, RA	17.0	16.5	17.0	1.036	1.031	1.103
LA	17.0	16.5	17.0	1.036	1.031	1.103
Kind, 3 Monate, RA	18.5	19.0	18.5	1.128	1.187	1.201
LA	18.0	19.0	18.0	1.097	1.187	1.168
Mädchen, 3 ½ Monat, RA	19.0	19.0	—	1.158	1.187	—
LA	19.0	—	19.0	1.158	—	1.233
Mädchen, 3 ½ Monat, LA	18.0	—	—	1.097	—	—
Kind, 11 Monat, LA	17.5	18.0	18.0	1.067	1.125	1.168
RA	17.5	18.0	18.0	1.067	1.125	1.168
Knabe, 1 Jahr, LA	18.3	20.0	19.75	1.115	1.250	1.282
Knabe, 1 ½ Jahr, RA	21.5	21.0	21.0	1.310	1.312	1.363
Knabe, 1 ¾ Jahr, LA	20.0	20.5	20.0	1.219	1 281	1.298
Mädchen, 2 ½ Jahr, LA	19.0	20.0	20.0	1.158	1.250	1.298
Knabe, 3 ½ Jahr, RA	21.5	21.0	22.0	1.310	1.312	1.428
Knabe, 4 Jahr, RA	21.0	21.3	21.3	1.280	1.331	1.383
Knabe, 4 ¾ Jahr, LA	21.0	22.0	21.3	1.280	1.375	1.383
Kind, 6 Jahr, RA	21.3	21.3	21.3	1.291	1.331	1.383
Mädchen, 6 ¾ Jahr, LA	20.5	21.0	20.75	1 250	1.312	1.347
Knabe, 7 Jahr, RA	21.5	21.25	21.0	1.310	1.328	1.363
Knabe, 7 Jahr, LA	20.5	20.0	20.3	1.250	1.281	1.318
Knabe, 7 Jahr, RA	23.0	23.0	—	1.402	1.437	—
LA	22.5	24.0	—	1.372	1.50	—
Mädchen, 8 Jahr, RA	21.0	21.5	21.3	1.280	1.343	1.383
Knabe, 8 ½ Jahr, RA	23.5	24.0	24.5	1.432	1.5	1.591
Knabe, 9 Jahr, RA	20.75	20.5	20.25	1.265	1.281	1.314
Mädchen, 13 Jahr, LA	21.75	21.75	20.75	1.326	1.359	1.347
Knabe, 14 Jahr, RA	20.0	22.0	23.0	1.219	1.375	1.493
LA	21.0	22.5	22.3	1.280	1.406	1.448
Knabe, 15 Jahr, RA	22.3	21.5	22.0	1.359	1.343	1.428
Erwachsenes, emmetr. Auge (Mittel)	23.85	24.43	23.70	1.454	1.536	1.539



Graphische Darstellung des Wachsthums der Durchmesser des Auges.
sagittaler Durchmesser
horizontaler ,,
vertikaler ,,
Millimeter
24
23
22
21
20
19
18
17
16
15
Neugeborenes Kind
1. Lebensjahr
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20 Erwachsener Emmetrop

dass eben der vertikale Durchmesser bei der Geburt erheblich kleiner ist als der sagittale.

Auf Kurventafel III (pag. 215) ist graphisch das Wachstum der einzelnen Durchmesser dargestellt.

Der Umfang des Auges wurde beim Neugeborenen im Mittel
sagittal: = 51,2 (Max. 54,6, Min. 46,75),
horizontal: = 52,96 (Max. 57,0, Min. 49),
äquatorial: = 51,6 (Max. 56,3, Min. 48) gefunden.

Wird die Grösse des sagittalen Meridians gleich 1 gesetzt, so verhalten sich

	sagittal	:	horizontal	:	Äquatorialumfang
wie	1	:	1,033	:	1,008

Bei dem emmetropischen Auge des Erwachsenen wurde im Mittel der Umfang
sagittal = 76,2 (Max. 79,0, Min. 73,75),
horizontal = 76,85 (Max. 79,0, Min. 73,75),
äquatorial = 77,62 (Max. 81,0, Min. 75,25).

Wird die Grösse des sagittalen Umfangs hier gleich 1 gesetzt, so verhalten sich

	sagittal	:	horizontal	:	Äquatorialumfang
wie	1	:	1,0085	:	1,02

Vergleicht man den entsprechenden Umfang beim Auge des Neugeborenen mit dem beim Erwachsenen, so ergiebt sich für den
sagittalen Umfang eine Zunahme im Verhältnis von 1 : 1,488,
horizontalen „ „ „ „ „ „ 1 : 1,454,
äquatorialen „ „ „ „ „ „ 1 : 1,504.

Berechnet man aus den entsprechenden Durchmessern unter der Annahme, dass der betreffende Umfang einer Ellipse entspricht, die Grösse des Umfangs des Auges, so erhält man etwas kleinere Werte als sie durch direkte Messung gefunden wurden, so berechnet sich der äquatoriale Umfang beim Neugeborenen = 49,3, beim Erwachsenen = 75,55. Die Differenz zwischen berech-

Tabelle V.

Nähere Bezeichnung des Auges	Umfang des Bulbus			Verhältniszahlen, wenn der betreff. Umfang des Auges des Neugeborenen = 1,0 gesetzt wird:		
	horizont.	sagittal	äquat.	horizont.	sagittal	äquat.
Neugeborener (Mittel)	52.96	51.2	51.6	1.0	1.0	1.0
20 Tage altes Kind	54.5	52.3	53.0	1.028	1.021	1.027
Knabe, 2 Monat, RA	55.0	54.0	54.5	1.037	1.054	1.075
LA	54.0	52.5	54.0	1.019	1.027	1.046
Kind, 3 Monat, RA	60.0	58.0	60.5	1.132	1.132	1.172
LA	60.0	58.0	60.5	1.132	1.132	1.172
Kind, 11 Monat, LA	56.5	56.0	58.0	1.066	1.093	1.124
RA	56.5	55.5	57.0	1 066	1.084	1.104
Knabe, 1 Jahr, LA	61.0	60.5	63.0	1.150	0.181	1.220
Knabe, 1½ Jahr, RA	70.0	69.0	69.5	1.320	1.347	1.346
Knabe, 1¾ Jahr, LA	65.0	65.0	65.5	1.226	1.269	1.269
Mädchen, 2½ Jahr, LA	64.0	62.0	66.5	1.207	1.210	1.280
Knabe, 3½ Jahr, RA	67 5	70.0	71.5	1.273	1.367	1.385
Knabe, 4 Jahr, RA	69.75	69.75	71.0	1.316	1.362	1.376
Knabe, 4¾ Jahr, LA	69.25	68.0	72.0	1.306	1.328	1.395
Kind, 6 Jahr, RA	72.25	71.6	72.6	1.363	1.398	1.407
Mädchen, 6¾ Jahr, LA	69.0	69.5	71.75	1.301	1.357	1.390
Knabe, 7 Jahr, RA	69.75	69.5	69.5	1.316	1.357	1.346
Knabe, 7 Jahr, LA	67.0	68.0	69.0	1.264	1.328	1.337
Mädchen, 8 Jahr, RA	68.5	69.0	—Delle!	1.292	1.347	—
Knabe, 8½ Jahr, RA	74.75	75.0	78.0	1.413	1.464	1.511
Knabe, 9 Jahr, RA	70.0	69.3	71.5	1.320	1.353	1.385
Mädchen, 13 Jahr, LA	69.75	69.3	72.5	1.316	1.353	1.405
Knabe, 14 Jahr, RA	70.5	71.0	74.0	1.331	1.386	1.434
LA	69.5	71.0	74.0	1.331	1.386	1.434
Knabe, 15 Jahr, RA	72.3	72.5	74.0	1.364	1.416	1.434
Erwachsener (Mittel)	76.85	76.2	77.62	1.544	1.488	1.504

netem und gemessenem Wert dürfte sich einmal dadurch erklären, dass die gemachte Annahme, der betreffende Umfang entspreche einer regelmässigen Ellipse, nicht ganz zutreffend ist, und dann ferner aus kleinen nicht ganz zu vermeidenden Messungsfehlern.

Die von Merkel für den Äquatorialumfang angegebene Zahl 72,2 ist entschieden zu klein. Sie berechnet sich unter der nicht berechtigten Annahme, dass der Äquatorumfang einen Kreis darstellt, dessen Radius $^{23}/_{2}$ ist, nach der Formel $2 r \pi = 23 . \pi = 72{,}2$.

Aus Tabelle V ist ersichtlich, wie der Umfang in den verschiedenen Lebensjahren zunimmt; beigefügt ist, in welchem Verhältnis die betreffenden Werte zunehmen, wenn der Wert des entsprechenden Umfangs beim Neugeborenen = 1 gesetzt wird.

Wie schon oben angegeben wurde, wurden von sämtlichen Augen mit Hilfe des Lucäschen Zeichenapparats genaue Aufzeichnungen ihrer Form und der Muskelinsertionen gemacht und zwar sowohl von oben und unten, als auch von der temporalen und der nasalen Seite. Eine Anzahl solcher Zeichnungen lässt am anschaulichsten die Veränderungen am wachsenden Auge erkennen (vgl. Tafel XXXII/XXXIII).

III. Das Verhalten der Muskelinsertionen.

Es erübrigt noch etwas näher auf das Verhalten der Muskelinsertionen am wachsenden und am ausgewachsenen Auge einzugehen.

Bei den diesbezüglichen Untersuchungen wurde gemessen:

1. die Breite der Insertionen,
2. der Abstand der Mitte der Insertion der recti vom Hornhautrande,

3. der betr. Abstand vom Sehnervenumfang,
4. der Abstand der beiden Endpunkte der Insertion der recti vom Hornhautrande. Aus den hier gefundenen Messungswerten wurde die Schrägstellung der Insertionen berechnet. Ferner wurde noch das Verhalten der obliqui eingehender untersucht.

Das Ergebnis der auf diese verschiedenen Punkte gerichteten Untersuchungen soll im nachfolgenden mitgeteilt werden. Bevor dies geschieht, möge es mir aber gestattet sein, kurz einige Angaben, die sich in der Litteratur finden, vorauszuschicken.

Die Angaben des Verhaltens der Augenmuskeln und deren Insertionen sind in den älteren Lehrbüchern sehr dürftig.

So giebt Sömmering[1]) an, dass sich „die vier geraden Augenmuskeln in die weisse Haut des Augapfels in gleicher Entfernung von der Hornhaut" verlieren. „Bei Schielenden fehlt bisweilen einer der Geraden."

Die gleiche Angabe, dass die Insertion der vier geraden Augenmuskeln in gleicher Entfernung von der Cornea ist, findet sich auch bei Martin Münz[2]). Der rectus internus soll der dickste der vier recti sein.

Nach Meckel[3]) inseriert der rect. super. 3''' über der Cornea, rect. externus, „der dickste Augenmuskel" inseriert einige Linien vom Hornhautrande, der obliq. super. am inneren oberen Teil der Sklera, manchmal doppelt.

Genauere Angaben finden sich bei Sömmering-Huschke. Hier heisst es, dass oberer und äusserer gerader Muskel 3½ Linien, unterer und innerer etwa 3 Linien von der Hornhaut inserieren. Die Sehnenbreite des rect. sup. wird = 4, die des infer. = 3 und die des intern. = 4—5 Linien angegeben, die des rect. extern. = 4. Die Insertion des obliq. super. ist = 4'''. Das vordere äussere Ende der Sehne ist gleich weit von Cornea und Optikus = 6''', hinteres inneres Ende = 8 Linien vom Hornhautrande. Der obliq. infer. hat eine Sehnenbreite von 4''', das vordere Ende der Insertion vom Hornhautrand 6 Linien, hinteres Ende 3''' vom Opticus, „also dem gelben Fleck sehr genähert."

---

1) Sömmering, Muskellehre. 1791. S. 72.

2) Martin Münz, Handbuch der Anatomie. Muskellehre. 1815. S. 118.

3) Meckel, menschl. Anatomie. 1820. Bd. IV. S. 105.

4) Sam. Thom. v. Sömmering, Lehrb. d. Eingeweide u. Sinnesorgane, umgearbeitet u. beendigt v. E. Huschke. 1844. Bed. III. S. 34.

Noch genauer wird von Rüte[1]) das Verhalten der Muskelinsertionen angegeben. Es inseriert der super. nach Krause 7,2, der rect. infer. 6,8, der intern. 5,2 und der rect. extern. 7,5 mm vom Hornhautrande. Das vordere Ende der Insertion des obliq. sup. ist vom oberen Hornhautrande 15,8, das hintere 20,3 mm entfernt, letzteres 7,9 vom hinteren Ende der Augenachse. Der Abstand des vorderen Randes der Insertion des obliq. inferior vom Hornhautrand beträgt 17, der des hinteren Randes 22 mm. Der hintere Rand ist 2,3 vom hinteren Ende der Augenachse entfernt.

Ross[2]) sagt, „der innere gerade Augenmuskel, der stärkste, setzt sich am weitesten nach vorn an, zwei Linien entfernt vom Hornhautrande, während der obere und untere über zwei, der äussere über drei Linien vom Hornhautrand entfernt bleiben.

Hollstein[3]) erwähnt, dass die Insertion des obliq. infer. etwa drei Linien von der Eintrittsstelle des Sehnerven entfernt ist.

Pilz[4]) erwähnt auch die Schrägstellung der Insertionen; er giebt an, dass „die Mittelpunkte der Insertionslinien des musc. rect. infern. und extern. im horizontalen Meridian liegen, der des super. im vertikalen, der des rect. infer. dagegen $^{1}/_{2}'''$ nach einwärts von demselben gegen die Nase zu. Der r. superior inseriert $3^{2}/_{5}'''$ vom oberen Rand der Hornhaut, wobei jedoch das innere Ende seiner Aponeurose fast um $1'''$ der Hornhaut näher liegt als das äussere, der rect. infer. inseriert $3'''$ hinter dem unteren Rand der Hornhaut mit dem äusseren Ende seiner Anheftung beinahe $1'''$ weiter rückwärts als mit dem inneren."

Der rect. intern. inseriert am nächsten der Hornhaut und zwar $2^{1}/_{2}'''$ von ihrem inneren Rand entfernt, der rect. extern. $3^{1}/_{3}'''$ mit einer abgerundeten schmalen Sehne. Der obliq. super. hat eine bogenförmige Insertionslinie von $3'''$, das innere Ende ist vom optic. $3^{1}/_{4}-4'''$ entfernt, das vordere Ende $6-7'''$. Der obliq. infer. inseriert in einer mit der Konvexität nach vorn und oben gerichteten, mindestens $5'''$ langen Bogenlinie, wobei das vordere Ende der Insertion $7'''$, das hintere $2-3'''$ vom Opticus entfernt ist.

Bei Henle[1]) findet sich die Angabe: „Die Insertionen der Sehnen sind nicht ganz symmetrisch, sie bilden um den Falz der Cornea einen Kreis von 12,4 mm radius, dessen Mittelpunkt sich etwas über 1 mm seitlich vom Mittelpunkt der Cornea befindet (Krause)." „Die Insertion des r. med. steht 4,5, die des lateral. beinahe 8 mm vom Hornhautfalze ab. Der Abstand des inferior stimmt mit dem des medialen, der des superior mit dem des lateralen. Die Insertionen der um die transversale Achse drehenden Muskeln sind um weniges aus der vertikalen Meridianebene gerückt, die des m. rect. super. etwas weniger

---

1) Rüte, Lehrb. d. Ophthalm. 1845. S. 9.
2) Ross, chirurg. Anatomie. 1848.
3) Hollstein, Anatomie des Menschen. 1852. S. 286.
4) J. Pilz, Lehrb. d. Augenheilkunde. 1859. S. 54 u. ff.
5) Henle, Handb. d. Anatomie. 1866. II. Bd.

als die des rect. infer." „Die Anheftung der Sehne des obliq. sup. an die Sehne erfolgt in einer der Achse des n. optic. ungefähr parallelen Linie von 6—7 mm Länge. Der vorderste Punkt der Anheftung liegt in der Mitte zwischen dem Hornhautfalz und der Eintrittsstelle des nerv. optic." Der obliq. infer. inseriert zwischen der Insertion des r. lat. und der Eintrittsstelle des Sehnerven. Der hintere Endpunkt der Insertion ist nur etwas über 2 mm vom hinteren Endpunkt der Augenachse entfernt."

Nach Hoffmann[1]) heften sich die vier geraden Augenmuskeln etwa 1 cm rückwärts von dem Hornhautrande an die Sclera an. Hyrtl[2]) giebt an, dass die vier recti 2—3''' vom Hornhautrande inserieren.

Wie Merkel[3]) hervorhebt, ergiebt eine Übersicht der von einer Reihe von Autoren angegebenen Messungswerte so verschiedene Werte, dass es ihm geboten erschien, eine Reihe eigener Messungen zu machen. Die Mittelzahlen derselben treffen am nächsten mit denen von Krause zusammen, dessen Werte neben den von Merkel gefundenen in Klammer beigesetzt sind.

Der Abstand der Sehneninsertionen von dem Cornealrande beträgt nach ihm

bei dem rect. super.	8,0	Mm.	(7,54)
„ „ „ infer.	7,2	„	(7,07)
„ „ „ medial.	6,5	„	(6,91)
„ „ „ lateral.	6,8	„	(7,85)
„ „ obliq. sup.	16,0	„	(17,9)
„ „ „ infer.	17,3	„	(19,1)

Dabei bemerkt Merkel, dass die Breite der einzelnen Sehnen nicht unbedeutenden Schwankungen unterworfen ist.

In dem Handbuch der topographischen Anatomie wird von Merkel der Abstand der Insertionslinien vom Hornhautrande sowie deren Breite nach den von E. Fuchs gefundenen Messungswerten angeführt:

Abstand der Insertion vom Hornhautrand im Mittel

bei rect. sup.	7,7
„ „ inf.	6,5
„ „ medial.	5,5
„ „ lateral.	6,9

Die Breite der Insertionslinien beträgt nach Fuchs

bei rect. sup.	10,6
„ „ infer.	9,8
„ „ medial.	10,3
„ „ lateral.	9,2

Eine für unseren Gegenstand wichtige Arbeit — wenigstens soweit es sich um das Auge bei Erwachsenen handelt — sind die Beiträge zur normalen Anatomie des Augapfels von E. Fuchs[4]). An der Hand eines verhältnismässig

---

1) Hoffmann, Lehrb. d. Anatomie. 1872. II. Bd.

2) Hyrtl, Anatomie d. Menschen. 1873. S. 540.

3) Handb. d. ges. Augenheilk. von Gräfe-Sämisch, Makroskop. Anatomie.

4) Beiträge zur normalen Anatomie des Augapfels. Arch. f. Ophthalm. Bd. XXX, 4. Abt. S. 1—60.

grossen Untersuchungsmaterials wird eingehend das Verhalten der Muskelinsertionen in Bezug auf Breite, Form und Lagebeziehung erörtert, sowie auch die Lage und das nähere Verhalten der Wirbelvenen. Fuchs wurde zu diesen Untersuchungen durch die von Arlt aufgestellte Hypothese veranlasst, nach welcher die Ursache der erworbenen Myopie in einer passiven Hyperämie des Uvealtraktus anzunehmen ist. Dieselbe wird nach Arlt[1]) „zunächst bewirkt durch Druck auf die Wirbelvenen im Bereich des musc. rect extern. u. obliq. infer., welche bei anhaltender Konvergenz sich geltend macht.“ Der leitende Gedanke bei den von Fuchs vorgenommenen Untersuchungen war der: Kann überhaupt und eventuell wo kann eine Kompression der Wirbelvenen durch die äusseren Augenmuskeln stattfinden?

Die Untersuchungen von E. Fuchs haben neben dem allgemeinen anatomischen noch ein ganz speziell ophthalmologisches Interesse dadurch, dass das Ergebnis der anatomischen Untersuchung in besonderen Rubriken mitgeteilt wird für emmetropische, myopische und hypermetropische Augen. Zu bedauern ist dabei nur, dass „nur bei wenigen dieser Augen die Refraktion, welche zu Lebzeiten bestanden hatte, bekannt geworden war“, „die Diagnose der Refraktion musste also hauptsächlich aus der Achsenlänge gemacht werden.“ Die Berechtigung hierzu wird neuerdings von Schnabel[2]) bestritten, indem derselbe auf Grund eigener anatomischer Untersuchungen nachdrücklich hervorhebt, dass „die Achsenlänge der meisten myopischen Augen, das ist der weit überwiegenden Mehrzahl der Augen mit niedriger und mittlerer Myopie in der Regel innerhalb derselben Grenzen schwankt, wie die Achsenlänge emmetropischer Augen.“ Fuchs betrachtet 31 Augen, welche eine Achsenlänge von 23—25 mm hatten, als emmetropisch, vier Augen mit Achsenlänge von 21—22 mm als hypermetropischen, „20 Augen waren angeblich myopisch. Bei fünf von diesen betrug die Achsenlänge zwischen 24 und 26 mm. An diesen bulbis wurde die Myopie durch das Vorhandensein des hinteren Skleralstaphyloms und der Aderhautatrophie nächst der Papille sichergestellt. Die übrigen Augen hatten eine Achsenlänge von 26—31 mm, sie zeigten sämtlich die Ektasie der Sklera am hinteren Pole.“ Diese Einteilung von Fuchs erscheint nach dem obigen nicht ganz einwandsfrei[3]).

Zum grossen Teil haben die Untersuchungen von Fuchs ein speziell ophthalmologisches Interesse. Es würde zu weit führen, an dieser Stelle hierauf einzugehen. Soweit sie ein allgemeines anatomisches Interesse haben, werden sie später bei Mitteilung des Ergebnisses meiner eigenen Untersuchungen noch Besprechung finden.

---

1) F. v. Arlt, Über die Ursachen und die Entstehung der Kurzsichtigkeit. 1876.

2) Über staphyloma posticum, conus u. Myopie von Schnabel und Herrnheiser, Zeitschr. f. Heilkunde. Bd. XVI. 1895.

3) 23 durch sorgfältige Untersuchung während des Lebens als emmetrop. erkannte Augen erwachsener Individuen hatten eine Achsenlänge zwischen 22 u. 25 mm. Schnabel u. Herrnheiser l. c. pag. 3.

Das Ergebnis meiner eigenen, sich auf das wachsende Auge beziehenden Untersuchungen soll — wie oben bereits bemerkt — in besonderen Abschnitten mitgeteilt werden. Der erste Abschnitt bezieht sich auf die Breite der Muskelinsertionen.

Was die Messung der Breite der Muskelinsertionen betrifft, so haben sowohl Merkel als auch Fuchs bereits auf die Schwierigkeit aufmerksam gemacht, die Sehnen seitlich scharf abzugrenzen. Von Merkel[1]) wird hierzu folgendes bemerkt: 1—1$^1/_2$ mm vor der eigentlichen Anheftung entwickeln sich reichlichere Bindegewebsmassen von ziemlich fester Beschaffenheit, welche die Sehne an den Augapfel anheften. „Dieselben erstrecken sich auch noch auf beide Kanten der platten Sehnen und so kommt es, dass eine vollständig genaue Bestimmung der Breite der letzteren eigentlich gar nicht gegeben werden kann". „Zu beiden Seiten der eigentlichen glänzenden Sehnenbündel zieht ein straffes Bindegewebe zum Bulbus, welches von besonderer Festigkeit ist, und das als eine Art von „adminiculum" der Sehne aufgefasst werden muss."

Bezugnehmend auf diese Angaben Merkel's bemerkt Fuchs[2]): „Wie Merkel beschreibt, entwickeln sich zu beiden Seiten der Sehnen reichlichere Bindegewebsmassen, welche sich fest an den Augapfel anheften und die Sehneninsertion nach beiden Seiten hin zu verlängern scheinen. „Wenn man jedoch mit der Pincette fest dieses Bindegewebe zerrt, so kann man es leicht sowohl von der Sclera als auch von der Sehne ablösen, während das Abreissen der Sehnenfasern selbst von der Sclera nur mit grosser Mühe gelingt". Nach meinen Untersuchungen kann ich das letzt Gesagte nur bestätigen.

Die beim wachsenden Auge gefundenen Messungswerte sind in beistehender Tabelle enthalten. In derselben ist in besonderer Rubrik auch noch jeweils das Wachstumsverhältnis angegeben,

---

1) Gräfe-Sämisch l. c. pag. 56.

2) l. c. pag. 10.

bezogen auf die Grösse der betreffenden Sehnenbreite beim Neugeborenen, wenn diese = 1 gesetzt wird.

Beim Neugeborenen fand ich im Mittel die Sehnenbreite:

beim rect. internus = 7,35 (Max. 8,5, Min. 6,0)
„ „ superior = 6,95 (Max. 8,0, Min. 6,0)
„ „ inferior = 6,25 (Max. 7,25, Min. 5,5)
„ „ externus = 5,85 (Max. 6,5, Min. 5,0)

Wird die Sehnenbreite des extern. = 1 gesetzt, so verhalten die Sehnenbreiten

des extern. : infer. : super. : internus
wie — 1 : 1,067 : 1,18 : 1,25

Beim erwachsenen Emmetropen betrug die Sehnenbreite im Mittel:

beim rect. intern. 10,76 (Max. 12,5, Min. 10)
„ „ super. 10,75 (Max. 11,25, Min. 10)
„ „ infer. 10,35 (Max. 11,0, Min. 10)
„ „ extern. 9,67 (Max. 12,0, Min. 8,3)

Hier bestand von externus : infer. : super. : internus
das Verhältnis wie 1 : 1,07 : 1,112 : 1,1125

Die Reihenfolge ist geblieben, das Verhältnis der Sehnenbreiten hat sich zu Gunsten von externus und inferior geändert.

Wird die betreffende Sehnenbreite beim Neugeborenen = 1 gesetzt, so verhält sich die Breite der Insertion beim Neugeborenen zu der beim erwachsenen Auge:

bei dem internus wie 1 : 1,449
„ „ superior „ 1 : 1,549
„ „ inferior „ 1 : 1,654
„ „ externus „ 1 : 1,653

Die beiden bei der Geburt schmälsten Insertionen (extern u. infer.) nehmen darnach verhältnismässig mehr zu als die beiden grössten (intern. u. super.).

Wie sich das Wachstum der Sehnenbreiten in den verschiedenen Lebensabschnitten verhält, ist aus Tab. VI ersichtlich.

Tabelle VI.

Nähere Bezeichnung des untersuchten Auges	Breite der Muskelinsertion						Wird die Breite der betr. Muskelinsert. beim Auge d. Neugeb. gleich 1 gesetzt, so ergiebt sich die Wachstumszunahme aus der folgenden Zusammenstellung:					
	Musculus rectus				Musc. obliq.		Musculus rectus				Musc. obliq.	
	super.	infer.	inter.	exter.	super.	infer.	super.	infer.	inter.	exter.	super.	infer.
Neugebor. Kind im Mittel	6.95	6.25	7.35	5.85	6.4	6.5	1	1	1	1	1	1
20 Tage altes Kind	6.0	7.0	8.25	6.75	5.0	5.5	0.860	1.120	1.122	1.153	0.781	0.846
Knabe, 2 Monat, RA	7.0	7.0	8.0	6.0	8.0	6.5	1.007	1.120	1.088	1.025	1.250	1.0
LA	7.5	6.0	7.5	6.0	7.0	5.0	1.079	0.960	1.020	1.025	1.093	0.769
Kind, 3 Monat, RA	9.0	9.0	8.5	8.5	7.3	6.0	1.295	1.440	1.156	1.453	1.140	0.923
LA	8.0	9.0	8.0	8.0	8.0	7.0	1.151	1.440	1.088	1.367	1.250	1.076
Mädchen, 3 1/2 Monat, RA	7.5	6.0	6 0	8.75	6.3	7.0	1.079	0.960	1.816	1.495	1.984	1.076
LA	8.0	7.3	9.5	7.0	8.0	8.0	1.151	1.168	1.292	1.196	1.250	1.230
Mädchen, 3 1/2 Monat, LA	7.0	7.0	9.0	7.0	6.25	5.25	1.007	1.120	1.224	1.196	0.976	0.807
Kind, 11 Monat, LA	7.3	7.0	8.0	7.0	5.5	6.0	1.050	1.120	1.088	1.196	0.859	0.923
RA	7.3	7.0	9.0	7·5	6.0	6.0	1.050	1.120	1.224	1.282	0.937	0.923
Knabe, 1 Jahr, LA	8.0	9.0	9.5	8.3	7.0	8.0	1.151	1.440	1.292	1.418	1.093	1.230
Knabe, 1 1/2 Jahr, RA	8.0	7.0	9.75	7.5	8.5	7.75	1.151	1.120	1.326	1.282	1.328	1.192
Knabe, 1 3/4 Jahr, LA	9.6	9 0	8.5	8.5	7.0	8.3	1.381	1.440	1.156	1.453	1.093	1.276
Mädchen, 2 1/2 Jahr, LA	7.0	8.5	9.75	8.0	7.5	7.5	1.007	0.880	1.326	1.367	1.172	1.053
Knabe, 3 1/2 Jahr, RA	10.75	10.25	10.5	9.5	8.5	8.5	1.546	1.640	1.428	1.624	1.328	1.307
Knabe, 4 Jahr, RA	8.6	8.6	8.6	7.6	9.0	6.3	1.237	1.376	1.170	1.299	1.406	0.969
Knabe, 4 3/4 Jahr, LA	10.0	9.5	10.25	10.25	9.0	9.6	1.438	1.520	1.394	1.752	1.406	1.476
Kind, 6 Jahr, RA	9.3	8.0	9.75	8.0	6.75	10.5	1.338	1.280	1.326	1.367	1.054	1.615
Mädchen, 6 3/4 Jahr, LA	8.3	9.75	10.5	8.25	7.25	7.5	1.194	1.560	1.428	1.410	1.132	1.153
Knabe, 7 Jahr, RA	10.5	10.5	10.75	9.0	7.75	8.0	1.510	1.680	1.462	1.543	1.210	1.230
Knabe, 7 Jahr, LA	9.0	9.75	10.25	7.25	11.0	8.3	1.295	1.560	1.394	1.239	1.718	1.276
Knabe, 7 Jahr, RA	11.0	10.0	11.5	9.0	7.0	10.0	1.582	1.600	1.564	1.543	1.093	1.538
LA	11.0	9.5	10.0	10.0	8.5	9.5	1.582	1.520	1.360	1.709	1.328	1.461
Mädchen, 8 Jahr, RA	8.0	8.0	9.0	8.6	6.5	8.75	1.151	1.280	1.224	1.471	1.015	1.346
Knabe, 8 1/2 Jahr, RA	10.5	9.5	12.0	8.75	9.0	7.5	1.510	1.520	1.632	1.495	1.406	1.153
Knabe, 9 Jahr, RA	9.5	9.75	10.5	9.0	11.0	9.0	1.366	1.560	1.428	1.543	1.718	1.384
Mädchen, 13 Jahr, LA	9.0	8.5	10.0	9.25	8.25	8.0	1.295	1.360	1.360	1.581	1.289	1.230
Knabe, 14 Jahr, RA	11.75	9.5	10.0	8.0	8.0	8.0	1.690	1.520	1.360	1.367	1.250	1.230
LA	11.0	9.6	10.5	8.0	9.5	7.3	1.582	1.536	1.428	1.367	1.484	1.123
Knabe, 15 Jahr, RA	7.0	10.0	10.0	9.0	9.5	7.6	1.007	1.600	1.360	1.543	1.484	1.169
Erwachsener (Mittel)	10.75	10.35	10.76	9.67	10.15	9.55	1.549	1.654	1.449	1.653	1.583	1.471

Zum Vergleich mit den gefundenen Werten seien hier noch die Zahlen angeführt, welche Fuchs bei 31 angeblich emmetrop. Augen fand. Nach Fuchs beträgt die Breite der

Insertionsl. im Mittel:	beim intern.	10,3	(Max. 12 Min. 8,8)
„	„ super.	10,6	(Max. 13,2, Min. 8,5)
„	„ infer.	9,8	(Max. 13,2, Min. 7,8)
„	„ extern.	9,2	(Max. 10,2, Min. 8,5)

Die Werte differieren nicht viel von den meinigen. Im Gegensatz zu meiner Zusammenstellung ist aber hier die Reihenfolge insofern eine etwas andere, als der super. ein wenig grösser aufgeführt ist als der intern. Dabei sei aber bemerkt, dass für 20 myop. und für 4 hyperm. Augen die Insertion des internus im Mittel grösser gefunden wurde als die des superior, nämlich = 11,4 beim myop. und 10,2 beim hyperm. gegen 10,9 resp. 9,9.

Werden nicht nur die 4 geraden, sondern die 6 Augenmuskeln mit einander verglichen, so war bei den 14 Neugeborenen

die Ins. des intern.	am breitesten	5 mal	d. i.	in 35,7 %
„ „ obliq. super.	„ „	3 „	d. i.	„ 21,4 %
„ „ rect. sup.	„ „	2 „	d. i.	„ 14,3 %
„ „ obl. infer.	„ „	1 „	d. i.	„ 7,1 %
„ „ intern. u. obl. sup.	„ „	1 „	d. i.	„ 7,14 %
„ „ intern. u. rect. sup.	„ „	1 „	d. i.	„ 7,14 %
„ „ intern. u. obl. inf.	„ „	1 „	d. i.	„ 7,14 %

Am schmalsten war die

Insertionslinie beim externus	6 mal	d. i.	in 42,8 %
„ „ obliq. super.	5 „	d. i.	„ 35,7 %
„ „ obl. infer.	1 „	d. i.	„ 7,14 %
„ „ extern. u. infer.	2 „	d. i.	„ 14,3 %

Werden nur die geraden Augenmuskel mit einander verglichen, so war am breitesten die

Insertionslinie des r. intern.	8 mal	d. i.	in 57 %
„ „ d. r. sup.	3 „	d. i.	„ 21,5 %
„ „ d. r. sup. u. r. inf.	3 „	d. i.	„ 21,5 %

Die Summe der Werte für die Insertionsbreite der recti ist im Mittel bei den Neugeborenen 26,39 (Max. 28,25, Min. 27,75)
„ „ Erwachsenen 41,53 (Max. 46,25, Min. 39,25).

Das Verhältnis dieser Summe zu dem Äquatorialumfang beträgt bei den Neugeborenen 1 : 1,95
„ „ erwachsenen Emmetropen 1 : 1,86.

Während bei den Neugeborenen die Insertion des rect. intern. in den meisten Fällen am grössten war, hat sich dieses Verhältnis bei den Erwachsenen etwas geändert. Hier sind super. u. intern. ziemlich gleich.

Wie von Fuchs schon hervorgehoben wird, kommen beträchtliche Variationen der Sehnenbreite vor. Aus der stärkeren oder schwächeren Entwickelung der Sehnenbreite darf man durchaus nicht auf eine stärkere bezw. schwächere Entwickelung der Muskeln schliessen. Der Musc. rect. super. ist der schwächste entwickelte Muskel und hat mit die breiteste Insertion.

Die Insertionslinie hat eine sehr mannigfache Form, bald verläuft sie annähernd geradelinig, bald mehr oder weniger regelmässig bogenförmig, bald ist sie ganz unregelmässig etagenförmig abgesetzt, in seltenen Fällen fand ich früher schon isoliert hinter der regelrechten Insertion noch eine zweite kleine Insertion[1]). Die Form der Insertionslinie wurde in allen Fällen mit dem Lucä'schen Apparat genau aufgezeichnet.

Was den Abstand der Insertionen von dem Hornhautrande betrifft (cf. Tabelle VII), so wurde bei der Messung derart verfahren, dass die eine Zirkelspitze an den hinteren Rand der Insertionsstelle des nach vorn umgeschlagenen Muskelstumpfes

1) Bei Schieloperationen ist dieser Umstand wohl zu beachten. So teilte mir vor einiger Zeit Geheimrat Maier in Karlsruhe mit, er habe bei einer Schieloperation, den Schielmuskel durchschnitten und sich nach der korrekten vollständigen Durchtrennung sehr gewundert, dass das Schielen fast unverändert fortbestand. Der eingeführte Schielhacken ergab an keiner Stelle der Insertionsleiste mehr einen Widerstand; etwas hinter der Hauptinsertion war noch eine zweite ziemlich starke Insertion.

Tabelle VII.

Nähere Bezeichnung des Auges	Abstand der Mitte der Insertion der vier Recti vom Hornhautrand				Verhältniszahlen über d. Zunahme des Abstandes, wenn der betr. Abstand bei dem Auge des Neugeborenen gleich 1 gesetzt wird			
	Musculus rectus				Musculus rectus			
	super.	infer.	intern.	exter.	super.	infer.	intern.	extern.
Neugebor. Kind (Mittel)	5.8	5.0	3.6	4.9	1	1	1	1
20 Tage altes Kind	5.75	5.25	3.75	5.0	0.991	1.05	1.041	1.020
Knabe, 2 Monat, RA	6.5	5.3	4.0	5.0	1.120	1.06	1.111	1.020
LA	6.3	5.5	4.0	5.0	1.086	1.1	1.111	1.020
Kind, 3 Monat, RA	6.75	5.75	4.5	6.0	1.163	1.15	1.250	1.224
LA	6.0	6.0	4.3	6.0	1.034	1.2	1.194	1.224
Mädchen, $3^1/_2$ Monat, RA	6.75	5.5	4.75	4.5	1.163	1.1	1.319	0.918
LA	7.0	6.0	4.0	5.0	1.206	1.2	1.111	1.020
Mädchen, $3^1/_2$ Monat, LA	6.3	6.5	5.0	5.0	1.086	1.3	1.388	1.020
Kind, 11 Monat, LA	6.0	5.0	3.5	5.5	1.034	1.0	0.971	1.122
RA	6.0	5.0	3.3	5.5	1.034	1.0	0.916	1.122
Knabe, 1 Jahr, LA	7.0	5.0	5.0	6.0	1.206	1.0	1.388	1.244
Knabe, $1^1/_2$ Jahr, RA	8.0	6.75	4.5	6.0	1.379	1.35	1.194	1.244
Knabe, $1^3/_4$ Jahr, LA	7.5	6.5	5.75	6.0	1.293	1.3	1.597	1.244
Mädchen, $2^1/_2$ Jahr, LA	7.0	6.25	5.0	6.0	1.206	1.25	1.388	1.244
Knabe, $3^1/_2$ Jahr, RA	8.0	6.75	5.0	7.0	1 379	1.35	1.388	1.428
Knabe, 4 Jahr, RA	7.5	5.0	5.25	6.6	1.293	1.0	1.458	1.347
Knabe, $4^3/_4$ Jahr, LA	7.3	7.25	4.75	7.0	1.258	1.45	1.319	1.428
Kind, 6 Jahr, RA	7.5	7.0	5.5	6.5	1.293	1.4	1.528	1.326
Mädchen, $6^3/_4$ Jahr, LA	6.25	6.0	4.0	6 25	1.077	1.2	1.111	1.275
Knabe, 7 Jahr, RA	6.75	6.5	5.0	6.5	1.163	1.3	1.388	1.326
Knabe, 7 Jahr, LA	7.0	6.5	5.0	6.75	1.206	1.3	1.388	1.377
Knabe, 7 Jahr, RA	10.0	7.3	6.0	7.0	1.724	1.46	1.666	1.428
LA	9.0	7.5	6.3	7.0	1.551	1.5	1.750	1.428
Mädchen, 8 Jahr, RA	7.3	6.6	5.25	6.25	1.258	1.32	1.458	1.275
Knabe, $8^1/_2$ Jahr, RA	9.5	8.0	7.0	8.5	1.638	1.6	1.944	1.734
Knabe, 9 Jahr, RA	8.0	7.5	5.0	7.0	1.379	1.5	1.388	1.428
Mädchen, 13 Jahr, LA	7.0	7.0	5.3	6.25	1.206	1.4	1.472	1.275
Knabe, 14 Jahr, RA	8.5	7.0	4.75	6.5	1.465	1.4	1.319	1.326
LA	8.0	6.6	4.5	7.0	1.379	1.32	1.250	1.428
Knabe, 15 Jahr, RA	8.25	8.0	5.5	7.25	1.422	1.6	1.528	1.459
Erwachsener (Mittel)	8.01	6.85	5.85	6.75	1.358	1.378	1.629	1.374

gesetzt wurde, die andere an den Limbus; gemessen wurde stets sowohl von der Mitte der Insertion als auch von den beiden Endpunkten; auf diese Weise wurde vielfach der bogenförmige Verlauf der Insertion und auch die Schrägstellung derselben festgestellt. Indem man von dem Hornhautrand als Ausgangspunkt der Messung den Abstand der Insertion misst, muss man — wie Fuchs bemerkt — beachten, dass die Hornhaut kein Kugelsegment bildet und an verschiedenen Stellen ungleich weit von dem Äquator entfernt ist, in dem Horizontaldurchmesser näher, oben und unten weiter weg.

Der Abstand der Insertion der geraden Augenmuskeln vom Hornhautrand wurde individuell sehr verschieden gefunden, dabei ergab aber die Messung, dass der Abstand für den rect. super ausnahmslos am grössten und der Abstand für den rect. intern. ausnahmslos der kleinste war, die Insertionen von extern. und von infer. waren bald gleich weit vom Hornhautrande entfernt, bald war die eine, bald die andere diesem etwas näher. Im allgemeinen ist es richtig, was Fuchs angiebt, dass, wenn für eine Sehne die Distanz von der Hornhaut klein ist, dies auch für die übrigen Sehnen gilt.

Den Abstand der Insertion vom Hornhautrand fand ich beim Neugeborenen

im Mittel bei dem rect. intern. 3,6 (Max. 4,3, Min. 3,0),
rect. extern. 4,9 (Max. 5,75, Min. 4,0),
rect. infer. 5,0 (Max. 5,5, Min. 4,0),
rect. sup. 5,8 (Max. 7,0, Min. 5,0),

beim Erwachsenen im Mittel

b. d. rect. intern. 5,85 (Max. 6,75, Min. 5,0),
„ „ „ extern. 6,75 (Max. 7,75, Min. 6,25),
„ „ „ intern. 6,85 (Max. 7,5, Min. 6,0),
„ „ „ super. 8,01 (Max. 9,0, Min. 6,75).

Es verhielten sich die Abstände der vier recti in angegebener

Reihenfolge bei dem Neugeborenen wie 1 : 1,36 : 1,4 : 1,6
„ „ Erwachsenen „ 1 : 1,15 : 1,17 : 1,36

Wird der Abstand der einzelnen Insertionen beim Neugeborenen und beim Erwachsenen mit einander verglichen, so ergiebt sich, dass beim internus der Abstand um das 1,63fache, bei dem superior um das 1,36fache, bei extern. n. infer. um das 1,37fache wächst. Wenn umfangreichere Untersuchungen dieses Verhalten bestätigen, so würde das heissen, dass der Abstand der Insertion des intern. vom Hornhautrande erheblicher zunimmt als bei den drei anderen geraden, wobei ich dahingestellt lasse, ob dies mit den Konvergenzbewegungen des Auges in Zusammenhang zu bringen ist.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich nur erwähnen, dass Schön[1]) bei dem myopischen Auge eine Lageverschiebung des Schlemmschen Kanals auf der temporalen und auf der nasalen Seite gefunden hat derart, dass derselbe auf der nasalen merklich nach rückwärts gerückt war und auf der temporalen ein wenig nach vorn. Schön deutet dieses Verhalten so, dass er annimmt, der „Zug des Rectus internus wirke zunächst auf die Sklera und zwar auf einen der Breite des Muskelansatzes entsprechenden bandartigen Streifen im horizontalen Meridian, dann pflanze sich der Zug auf die Hornhaut und die gegenüberliegende Sklera fort und werde sich auch hier überall im horizontalen Meridian am fühlbarsten machen. Die von dem Zug betroffenen Teile werden die Neigung erhalten, sich im Sinne der Zugrichtung gegen die benachbarten, daneben oder darunter liegenden Gebilde zu verschieben."

Auf die gleiche Ursache wird von Schön und von Förster der scheinbare Strabismus convergens bezogen, der infolge des Negativwerdens des Winkels α[2]) bei manchen Myopen zur Be-

---

1) Schön, Eine neue Verzerrungserscheinung am kurzsichtigen Auge. Ophthalm. Kongress, 1889. S. 85 u. ff.

2) Winkel zwischen Gesichtslinie und Hornhautachse. Förster ist zu einer ähnlichen Erklärung in Bezug auf die Veränderung des Winkels α gekommen. l. c. pag. 89.

obachtung kommt, durch den Zug soll die Hornhautachse nach innen von der Gesichtslinie verschoben werden.

Eine stärkere Zunahme des Abstandes der Insertion des internus von dem Hornhautrande würde mit dem Vorstehenden in Einklang stehen.

Was die Entfernung der Recti-Insertionen von dem Sehnerven betrifft, so giebt Tabelle VIII darüber Aufschluss. Es ist aus derselben auch das Wachstum der betr. Abstände in den verschiedenen Lebensabschnitten ersichtlich.

Bei dem Neugeborenen wurde der mit dem Zirkel von der hinteren Insertionslinie bis zum Sehnervenumfang gemessene Abstand im Mittel

bei dem rectus intern. = 10,5
„ „ rectus infer. = 11,10
„ „ rectus super. = 11,45
„ „ rectus extern. = 13,10 gefunden.

In allen 14 Fällen war der Abstand bei dem intern. am kleinsten, bei dem extern. am grössten, in vier Fällen beim sup. ebenso klein wie bei dem intern. Die Abstände verhalten sich der des intern. = 1 gesetzt, wie 1 : 1,06 : 1,09 : 1,25.

Bei dem Erwachsenen war der Abstand im Mittel

bei dem rectus intern. = 16,95
„ „ rectus super. = 18,51
„ „ rectus infer. = 18,80
„ „ rectus extern. = 20,6

Sie verhalten sich demnach wie 1 : 1,09 : 1,11 : 1,21.

Wie man daraus ersieht, hat sich das Verhältnis von intern. : super. u. : extern. nicht wesentlich geändert.

Vergleicht man die betreffenden Abstände beim Neugeborenen und beim Erwachsenen miteinander, so findet man für alle vier annähernd das gleiche Wachstumsverhältnis, nämlich

Tabelle VIII.

Abstand der Mitte der Insertionen vom Opticus-Umfang.

	Rect. sup.	Rect. inf.	Rect. int.	Rect. ext.	Verhältniszahlen, wenn der betreff. Wert bei dem Auge des Neugeb. = 1.0 gesetzt wird Rect. sup.	Rect. inf.	Rect. int.	Rect. ext.
Neugeborener (Mittel)	11.45	11.1	10.5	13.1	1.0	1.0	1.0	1.0
20 Tage altes Kind	13.0	11.3	10.5	14.25	1.135	1.018	1.0	1.087
Knabe, 2 Monat, RA	13.0	11.0	10.5	13.3	1.135	1.0	1.0	1.015
LA	12.75	11.0	10.3	13.0	1.113	1.0	0.980	0.992
Kind, 3 Monat, RA	13 0	12.5	11.5	14.0	1.135	1.126	1.095	1.068
LA	13.0	12.75	12.0	15.5	1.135	1.149	1.142	1.183
Mädchen, 3½ Monat, RA	12.5	13.0	11.75	15.5	1.091	1.171	1.119	1.183
LA	12.5	13.5	12.0	14.0	1.091	1.216	1.142	1.068
Mädchen, 3½ Monat, LA	12.5	12.0	11.5	13.25	1.091	1.081	1.095	1.011
Kind, 11 Monat, LA	13.0	12.0	11.0	14.0	1.135	1.081	1.047	1.068
RA	13.0	12.0	10.75	14.0	1.135	1.081	1.023	1.068
Knabe, 1 Jahr, LA	13.6	13.3	11.5	16.0	1.187	1.195	1.095	1.216
Knabe, 1½ Jahr, RA	16.0	15.0	14.0	17.0	1.397	1.351	1.333	1.297
Knabe, 1¾ Jahr, LA	15.0	13.0	12.0	15.5	1.310	1.171	1.142	1.183
Mädchen, 2½ Jahr, LA	14.0	13.0	13.0	15.25	1.222	1.171	1.238	1.164
Knabe, 3½ Jahr, RA	17.0	16.5	13.5	17.0	1.484	1.483	1.285	1.297
Knabe, 4 Jahr, RA	17.0	16.5	14.5	18.25	1.484	1.483	1.380	1.393
Knabe, 4¾ Jahr, LA	16.3	15.5	15.0	18.0	1.423	1.393	1.428	1.374
Kind, 6 Jahr, RA	17.5	16.3	15.5	18.6	1.528	1.468	1.476	1.419
Mädchen, 6¾ Jahr, LA	16.0	15.0	14.0	18.0	1.397	1.351	1.333	1.374
Knabe, 7 Jahr, RA	16.75	16.5	15.0	17.0	1.463	1.483	1.428	1.297
Knabe, 7 Jahr, LA	15.5	15.25	13.5	17.5	1.353	1.373	1.285	1.335
Knabe, 7 Jahr, RA	19.0	16.3	13.0	20.0	1.659	1.468	1.235	1.526
LA	18.5	17.0	15.0	20.0	1.615	1.531	1.428	1.526
Mädchen, 8 Jahr, RA	16.5	14.75	13.75	17.75	1.441	1.328	1.309	1.354
Knabe, 8½ Jahr, RA	17.5	17.0	16.0	18.25	1.528	1.531	1.523	1.393
Knabe, 9 Jahr, RA	15.75	16.0	15.0	18.0	1.357	1.441	1.428	1.374
Mädchen, 13 Jahr, LA	16.0	15.75	14.3	18.0	1.397	1.418	1.361	1.374
Knabe, 14 Jahr, RA	15.5	13.0	14.0	16.0	1.353	1.171	1.333	1.216
LA	15.3	15.0	14.0	17.0	1.336	1.351	1.333	1.297
Knabe, 15 Jahr, RA	16.75	16.25	15.5	18.0	1.463	1.463	1.476	1.374
Erwachsener (Mittel)	18.51	18.80	16.95	20.6	1.616	1.605	1.612	1.573

bei dem rect. intern. = 1,612
" " rect. super. = 1,616
" " rect. infer. = 1,605
" " rect. extern. = 1,573

Wenn weitere Untersuchungen dieses Verhalten bestätigen, so würde das heissen, der hintere Abschnitt des Auges, von den Insertionen der recti an, wächst — wenn es sich um emmetropische Augen handelt — ziemlich proportional.

Eine besondere Besprechung bedarf die Schrägstellung der Insertionen der recti. Wie oben schon angegeben, wurde stets derart gemessen, dass jeweils der Abstand von der Mitte der Insertion und von deren Endpunkten zur Hornhaut bestimmt wurde. Während die Zahlen in Tabelle VII sich auf die Mitte der Insertion bezogen, ist in Tabelle IX a bei rectus super. und infer. der Abstand vom temporalen bezw. nasalen Rande der Insertion angegeben, sowie bei rectus internus und externus vom oberen und unteren Ende derselben. Der mehr oder weniger stark bogenförmige Verlauf der Insertionen wurde, wie oben schon angegeben, in allen Fällen von allen Muskeln mit dem Lucä'schen Apparat aufgezeichnet.

Aus den gewonnenen Messungswerten wurde dann der Winkel berechnet, welchen eine durch die beiden Endpunkte der Insertion gelegte gerade Linie auf die Ebene bezogen mit dem Hornhautrande bezw. mit dem Äquator bildet (cf. Tabelle IX b).

Bei rectus super. und infer. ist die Schrägstellung stets gleichsinnig, nur von wechselndem Grade der Art, dass beim super. die Schrägstellung stark sein kann, bei dem infer. gering und umgekehrt. Stets ist das mediale Ende der Insertion dem Hornhautrande näher als das temporale.

Die Schrägstellung bei internus und externus ist im allgemeinen nur gering, dabei ist die Schrägstellung eine entgegengesetzte; bei dem rect. internus war das obere Ende der Insertion

Tabelle IXa.

Name und Alter des Kindes	Rectus superior		Rectus inferior		Rectus internus		Rectus externus	
	Abstand der Sehnenenden vom Hornhautrand							
	tempor.	nasal	tempor.	nasal	oben	unten	oben	unten
Neugeborener (Mittel)	7.07	5.6	6.63	4.85	4.45	4.77	5.5	5.4
Nr. 103, 20 Tage altes Kind								
LA	7.0	5.3	6.25	5.0	4.0	4.75	6.0	5.25
Knabe L., 8 Woch. alt, RA	8.0	6.3	7.0	5.0	5.0	4.75	6.0	6.5
LA	7.0	6.0	7.0	5.0	4.5	4.5	6.0	5.5
3 monatl. Kind RA	8.5	7.0	8.5	6.75	5.0	6.3	6.75	6.75
LA	8.0	7.0	8.0	7.0	5.0	6.0	7.0	6.5
Louise R., 3½ Monat, RA	8.0	6.5	6.0	5.5	4.5	5.0	6.5	6.25
LA	8.25	7.5	7.75	5.25	5.0	5.5	5.5	6.0
Lina J., 3½ Monat, LA	7.25	6.75	7.5	5.5	5.0	7.0	6.5	6.25
11 monatliches Kind, RA	7.0	6.3	7.0	5.3	5.0	5.0	6.0	6.0
LA	7.0	6.5	7.0	4.5	5.0	5.0	6.0	5.75
August W., 1 Jahr alt, LA	9.0	7.0	8.0	6.0	6.0	6.75	7.5	7.0
Camillus H., 1½ Jahr, RA	10.5	8.3	9.0	7.5	6.75	6.25	6.5	7.0
Erwin A., 1¾ Jahr, LA	9.0	7.3	9.0	6.3	6.0	6.5	7.5	7.0
Eugenie R., 2½ Jahr, LA	8.0	6.5	7.5	6.5	6.0	6.3	6.75	6.0
Ludwig B., 3½ Jahr, RA	10.0	8.0	10.75	6.0	7.0	6.0	8.0	8.0
Max T., 4 Jahr, RA	9.0	6.5	7.6	5.25	5.6	6.3	7.6	7.3
Eugen M., 4¾ Jahr, LA	9.6	7.25	10.3	7.3	5.75	6.5	7.6	7.6
E., 6 Jahr, RA	8.75	7.0	9.9	6.5	5.6	6.6	7.25	7.12
Louise R., 6¾ Jahr, LA	8.0	5.5	8.75	5.6	5.0	5.75	6.75	7.25
Joseph R, 7 Jahr, RA	9.5	6.75	10 5	6.5	6.25	7.0	7.5	8.0
Leo Z., 7 Jahr, LA	8.9	7.25	8.3	6.9	5.6	6.25	7.5	7.25
Knabe, 7 Jahr RA	11.0	9.0	10.3	8·0	9.0	8.5	8.0	8.0
LA	10.5	9.0	10.12	8.0	7.5	8.0	8.0	8.5
Henr. E., 8 Jahr, RA	8.75	7.0	8.6	7.25	5.75	6.0	7	7
Theodor B., 8½ Jahr, RA	12.0	9.0	10.5	8.0	9.0	9.5	10.5	9.25
Karl C., 9 Jahr, RA	9.75	9.0	10.0	8.0	7.0	7.0	8.5	8.5
Marie P., 13 Jahr, LA	9.0	6.75	8.75	6.75	6.6	7.6	7.6	7.5
Eugen B, 14 Jahr, RA	11.0	8.0	7.5	7.3	5.5	6.75	7.0	7.0
LA	10.5	8.3	9.0	8.0	6.0	8.0	8.0	8 0
Paul K., 15 Jahr, RA	9.25	7.25	10.25	6	7.75	7.25	7.75	7.75
Erwachsener Emmetrop								

Tabelle IX b.

Schrägstellung der Insertion der 4 Recti in Bezug auf den Hornhautrand.

(Ausgedrückt durch den Winkel, den die Insertion mit der Äquatorialebene bildet.)

Bezeichnung der Augen	Recti sup.	Recti inf.	Recti int.	Recti ext.
			oberer Rand der Insert. liegt gew. näher d. Hornh.[1]	inner. Rand liegt d. Hornhautrand gewöhnl. näher
Auge des Neugeborenen (Mittel)	12° 11′	16° 30′	+ 2° 28′	— 0° 58′
20 Tage altes Kind	16° 23′	10° 16′	+ 5° 13′	— 6° 23′
Knabe, 2 Monate, RA	14° 4′	16" 33′	— 1° 46′	+ 4° 45,
LA	7° 38′	19° 27′	0	— 4° 45′
Kind, 3 Monate, RA	9° 34′	11° 10′	+ 8° 48′	0
LA	7° 38′	6° 22′	+ 7° 38′	— 3° 36′
Mädchen, 3½ Monat, RA	11° 33′	4° 45′	+ 4° 46′	— 1° 36′
LA	5° 20′	20°	+ 2° 59′	+ 4° 4′
Mädchen, 3½ Monat, LA	4° 4′	16° 32′	+ 12° 50′	— 2°
Kind, 11 Monat, LA	3° 54′	20° 54′	0	— 2°
RA	5° 30′	12° 57′	0	0
Knabe, 1 Jahr, LA	14° 28′	12° 50′	+ 4° 31′	— 3° 26′
Knabe, 1½ Jahr, RA	15° 58′	12° 21′	— 2° 55′	+ 3° 47′
Knabe, 1¾ Jahr, LA	10° 11′	17° 28′	+ 3° 19′	— 3° 19′
Mädchen, 2½ Jahr, LA	12° 21′	10° 25′	+ 1° 43′	— 5° 20′
Knabe, 3½ Jahr, RA	10° 43′	27° 35′	— 5° 26′	0
Knabe, 4 Jahre, RA	16° 51′	15° 51′	+ 4° 38′	— 2° 14′
Knabe, 4¾ Jahr, LA	13° 36′	18° 22′	+ 4° 11′	0
Kind, 6 Jahr, RA	10° 50′	18° 11′	+ 5° 51′	— 1° 46′
Mädchen, 6¾ Jahr, LA	17° 31′	18° 30′	+ 4° 4′	+ 3° 26′
Knabe, 7 Jahr, RA	15° 8′	22° 26′	— 3° 57′	+ 3° 9′
Knabe, 7 Jahr, LA	4° 45′	13° 36′	+ 3° 36′	— 1° 57′
Knabe, 7 Jahr, RA	10° 25′	13° 18′	+ 2° 28′	0
LA	7° 49′	12° 8′	+ 2° 51′	+ 2° 51′
Mädchen, 8 Jahr, RA	12° 11′	9° 40′	+ 1° 32′	0
Knabe, 8½ Jahr, RA	16° 33′	15° 13′	+ 2° 21′	— 8° 10′
Knabe, 9 Jahr, RA	4° 32′	11° 50′	0	0
Mädchen, 13 Jahr, LA	14° 27′	13° 36′	+ 5° 44′	— 0° 34′
Knabe, 14 Jahr, RA	14° 47′	1° 12′	+ 7° 10′	0
LA	11° 33′	5° 88′	+ 10° 57′	0
Knabe, 15 Jahr, RA	16° 32′	25° 9′	— 2° 51′	0
Erwachsener (Mittel)	11° 42′	14° 4′	+ 3° 43′	0

1) Bei internus und externus bedeutet das positive Vorzeichen, dass das obere Ende der Insertion dem Hornhautrande näher steht; bei dem internus ist das obere Ende der Insertion 23 mal näher, 5 mal entfernter als der untere; 4 mal sind beide gleich weit entfernt. Bei dem externus ist das obere Ende der Insertion 6 mal näher, 15 mal entfernter, 10 mal gleich weit angegeben.

Bei dem rect. intern. war das obere Ende der Insertion

dem Hornhautrande näher . . .	23	mal	d. i. in	71,2 %
,, ,, entfernter . .	5	,,	d. i. ,,	15,6 %
oberes und unteres Ende gleichweit	4	,,	d. i. ,,	13,2 %

Gerade umgekehrt war im grossen und ganzen das Verhalten beim externus, hier war nämlich das obere Ende der Insertion

dem Hornhautrande näher . . .	6	mal	d. i. in	19 %
,, ,, entfernter . .	15	,,	d. i. ,,	46,9 %
oberes und unteres Ende gleichweit	11	,,	d. i. ,,	34,1 %

Dabei sei bemerkt, dass ein Faden, welcher horizontal um den Bulbus gelegt wird, die Insertionslinie von internus und externus nicht halbirt; im allgemeinen ist beim Erwachsenen das oberhalb des Horizontalmeridians gelegene Stück kleiner als das untere, sowohl beim internus als auch beim externus. Bei den 5 emmetropischen Augen von Erwachsenen verhielt sich das obere zum unteren Stück

beim internus wie 1 : 1,17

beim externus wie 1 : 1,07

Nur in einem Fall war beim externus ausnahmsweise das obere Stück grösser.

Wesentlich anders sind die Verhältnisse beim Neugeborenen. Bei 14 Neugeborenen wurde das Verhalten sehr verschieden gefunden, bald war das obere Stück, bald das untere grösser, sogar an den beiden Augen desselben Individuums wurden grosse Differenzen gefunden, gelegentlich sogar rechts und links gerade das entgegengesetzte Verhalten.

Beim internus war das obere Stück

kleiner als das untere	9	mal
grösser ,, ,, ,,	5	,,

Beim externus war das obere Stück

kleiner als das untere	7	mal
grösser ,, ,, ,,	4	,,
beide gleich . . .	3	,,

Bei nachträglicher Durchsicht der Litteratur finde ich, dass E. Fuchs bereits auf diese Verhältnisse eingegangen ist. Seine diesbezüglichen Angaben stimmen zum Teil mit den von mir erhaltenen Befunden überein, zum Teil weichen sie von denselben ab. Was die Insertionslinien von internus und externus betrifft, so erwähnt Fuchs, dass an ihnen eine Asymmetrie in zweifacher Beziehung gefunden wird. Nur „in ungefähr der Hälfte der Fälle liegen die Insertionslinien symmetrisch zum horizontalen Meridian, so dass dieser die Insertionslinie in der Mitte traf. Wo dies nicht der Fall war, hatte sich die Insertionslinie des rectus internus nach unten verschoben. Für die Sehne des rectus externus gilt das Gegenteil. Abweichungen dieser Sehne nach unten kamen selten, viel häufiger und in höherem Grade dagegen nach oben vor. Wenn eine Asymmetrie der Insertion vorhanden war, traf es sich am häufigsten, dass die Sehne des rect. intern. nach abwärts, die des rect. extern. nach oben verschoben war. In diesem Fall mussten also die Kontraktionen des R. internus gleichzeitig eine leichte Senkung, die des R. externus eine Hebung des Augapfels bewirken.“

„Die Insertionslinie des äusseren und inneren geraden ist auch insofern unregelmässig orientiert, als sie kaum in der Hälfte der Fälle senkrecht auf den horizontalen Meridian steht. Sehr häufig liegt nämlich die Insertionslinie des R. internus mit ihrem oberen Ende der Hornhaut näher als mit ihrem unteren. Dagegen ist die Insertionslinie des R. externus im umgekehrten Sinn gegen den Meridian geneigt; ihr oberes Ende liegt weiter von der Hornhaut als das untere[1]).“

Diese letztere Angabe in betreff der Schrägstellung der Insertionslinien zum Hornhautrande stimmt ganz mit dem oben angegebenen überein, nicht ganz gilt das gleiche für die Asym-

1) E. Fuchs, l. c., pag. 8 u. 9.

metrie in Bezug auf die Lagebeziehung zum horizontalen Meridian. Meine Befunde bestätigen die Verschiebung der Internusinsertion nach unten, nicht aber die der Externusinsertion nach oben.

Erwähnt sei noch, dass Fuchs die Asymmetrie der Insertion bei super. und infer. noch häufiger und beträchtlicher fand. In der grossen Mehrzahl der Fälle kommt die grössere Hälfte der Superiorinsertion nach aussen vom vertikalen Meridian zu liegen, die Insertion des infer. fand Fuchs in $^1/_3$ der Fälle vom vertikalen Meridian halbiert, in den anderen Fällen gleichfalls meist nach aussen verrückt, nur selten nach innen. Beide setzen sich schief an, meist ist die Schiefstellung bedeutend und „fast stets am R. sup. und infer. in ungefähr gleichem Grade."

Verhalten der Insertion der obliqui.

Mit Rücksicht darauf, dass man neuerdings wieder den obliquis eine ganz besondere Bedeutung bei der Entwickelung der Myopie[1]) zugeschrieben hat, erscheint es angezeigt, auf das Verhalten der Insertion dieser Muskel etwas näher einzugehen. Von Fuchs[2]) werden schon ausführliche Angaben darüber gemacht. Nach ihm liegt das vordere Ende der Insertion des obliq. sup. ungefähr in demselben Meridian wie das äussere Ende des M. rect. sup. und zwar ersteres ungefähr ebenso viel hinter dem Äquator als letzteres vor diesem. Der absolute

---

1) Stilling, Über Entstehung der Myopie. Ber. über d. Verh. d. ophth. Ges. zu Heidelberg. 1886.

Stilling, Untersuchungen über die Entstehung der Kurzsichtigkeit. 1887. Die von Stilling vertretene Ansicht, dass durch die Wirkung der obliq. die Myopie entstehe, ist nicht neu. M. Philipps hat schon 1840 den obliq. sup. durchschnitten, von der Meinung ausgehend, dass durch ihn die Kurzsichtigkeit entstehe.

L. A. Desmarres, Traité théorét. et pratique des maladies des yeux.

2) Fuchs, l. c. pag. 12 u. ff.

Wert des erwähnten Abstandes beträgt nach Fuchs 4,6 mm im Mittel (mit Schwankungen von 0,5 bis 8,0). Die Sehne der bogenförmig verlaufenden Insertionslinie schliesst mit dem vertikalen Meridian einen nach vorn offenen Winkel von durchschnittlich 45° ein. Das hintere Ende der Insertion liegt entweder noch an der äusseren Seite des vertikalen Meridians oder schon an der inneren Seite desselben [1]).

Fuchs unterscheidet zwei Typen in Bezug auf die Insertionslinie des obliq. sup. Beim dem ersten Typus schlägt der von der Insertionslinie gebildete Bogen eine stark nach innen gehende Richtung ein, so dass er bald den vertikalen Meridian erreicht. Er endet stets jenseits (an der Innenseite) desselben.

In den Fällen des zweiten Typus ist die Insertionslinie kürzer und der von ihr gebildete Bogen flacher. Die Insertionslinie beginnt mehr nach vorn und verläuft mehr nach hinten und weniger nach innen; sie erreicht den vertikalen Meridian nicht, sondern endigt nach aussen vor demselben. Beim ersten Typus nähert sich die Lage der Insertionslinie der äquatorialen, beim zweiten Typus der meridionalen Richtung. Der zweite Typus soll vorzugsweise bei myopischen Augen vorkommen. Den ersten Typus sieht Fuchs als die ursprüngliche normale Anheftungsform an, sie fand Fuchs auch an den Augen von Neugeborenen. Die „myopische“ Anheftungsform sei als die abnorme zu betrachten. Nach Fuchs soll die „myopische“ Anheftungsform aus der ursprünglichen dadurch entstehen, dass bei der Einwärtswendung des Auges „die nach innen an-

---

[1]) Wenn Stilling (Ophth. Kongr. 1886, pag. 16) angiebt, dass der obliquus sup., indem er schräg oder, was selten vorkommt, beinahe median verläuft, manchmal Ausläufer nach dem Sehnerven zu schicke, die in einigen Fällen dicht an den „Sehnerven herangehen“, und dass in anderen Fällen sie sich davon entfernt halten, „in wieder anderen Fällen am äusseren Umfang des Sehnerven vorbeigehen“, so haben mir meine Untersuchungen für dieses Verhalten keine Bestätigung ergeben. Auch von Fuchs findet ein derartiges Verhalten keine Erwähnung.

gehefteten Sehnenfasern am stärksten gespannt werden", wozu gleichzeitig noch die Kontraktion des obliq. sup. hinzutritt bei Konvergenz mit gesenkter Blickebene. „Es wäre denkbar — sagt Fuchs — dass die stärkst gedehnten innersten Fasern allmählich atrophierten, während sich neue Fasern am vorderen Rande der Sehne ausbildeten." Ob dieser Erklärungsversuch von Fuchs richtig ist, lasse ich dahingestellt; jedenfalls spricht manches gegen eine solche Annahme. Wenn durch ausgedehntere Untersuchungen der Nachweis geliefert wird, dass der zweite Typus der Anheftungsform des obliq. super. beim Neugeborenen und dem kindlichen Auge nicht gefunden wird, ebenso im allgemeinen auch nicht beim emmetropischen und hypermetropischen Auge des Erwachsenen, sondern ausschliesslich nur beim myopischen Auge, alsdann wäre die Bezeichnung „myopische" Anheftungsform begründet. Für diesen Fall dürfte aber doch die Annahme näher liegen, dass die abweichende Anheftungsform mit der Formveränderung des myopisch gewordenen Auges in Zusammenhang steht.

Nach meinen Untersuchungen liegen die Verhältnisse so:

Die Insertion der obliqui wird nicht nur beim Erwachsenen sondern auch beim Neugeborenen ungemein wechselnd gefunden. Was die Insertion des obliquus superior betrifft, so wurde ihre Länge, d. i. der Abstand von dem einen Ende der Insertion bis zu dem anderen,

beim Neugeborenen im Mittel = 7,26 mm gefunden
(Max. = 9,75, Min. = 5,5)
beim erwachsenen Emmetropen im Mittel = 10,6
(Max. = 11,5, Min. = 10,0).

Die Richtung der Insertionslinie war ungemein verschieden; sowohl an den Augen der Neugeborenen als auch an denen der emmetropischen Erwachsenen hatte die Insertionslinie bald eine mehr äquatoriale, bald eine mehr meridionale bezw. eine mehr schräge Richtung, welche die Mitte zwischen beiden Typen einhielt,

öfters in der Art, dass das vorderste grössere temporale Stück der Insertion eine mehr meridionale Richtung hatte, das kleinere hintere Stück eine mehr äquatoriale.

Im allgemeinen ist der Verlauf der Insertionslinie so, dass dieselbe mehr oder weniger dicht hinter dem lateralen Ende der Insertion des rectus superior auf der temporalen Seite beginnt und bogenförmig nach hinten und nasalwärts verläuft. Je nachdem die Insertionslinie nun eine mehr äquatoriale oder eine mehr meridionale Richtung hat, überschreitet sie bald früher bald später den Vertikalmeridian und setzt sich gewöhnlich noch ein Stück weit auf die nasale Seite fort. In nicht wenigen Fällen erreicht das mediale Ende der Insertion gerade den Vertikalmeridian, überschreitet denselben aber nicht, relativ selten bleibt die ganze Insertionslinie auf der temporalen Seite von dem Vertikalmeridian noch etwas entfernt.

Aus dem eben Gesagten ergiebt sich von selbst, dass der Vertikalmeridian die Insertionslinie in sehr ungleichem Verhältnis schneidet; bei ausgesprochen vorherrschend äquatorialer Richtung ist der nasalwärts vom Vertikalmeridian gelegene Teil der Insertionslinie verhältnismässig gross, umgekehrt bei mehr meridionaler Richtung klein bezw. ganz fehlend. Während bei vorherrschend meridionaler Richtung der Insertion beim erwachsenen Emmetropen das temporalwärts vom Vertikalmeridian gelegene Teilstück der Insertionslinie in zwei Fällen erheblich grösser war als das nasalwärts gelegene, waren bei mehr äquatorialer Richtung einmal beide Teilstücke ziemlich gleich gross, in einem Fall sogar das nasalwärts gelegene Stück grösser. Bei allen untersuchten fünf Augen von emmetropischen Erwachsenen ging die Insertionslinie mehr oder weniger weit über den Vertikalmeridian herüber auf die nasale Seite. Anders bei Neugeborenen; hier endete in einigen Fällen die Insertionslinie im Vertikalmeridian, überschritt denselben aber nicht auf die nasale Seite herüber. Bei vorherrschend äquatorialer Richtung waren

beide Teilstücke gelegentlich gleich gross, im allgemeinen war das temporale Teilstück etwas grösser; in den oben genannten Fällen, in denen die Insertionslinie in dem Vertikalmeridian endete, lag selbstverständlich die ganze Insertionslinie auf der temporalen Seite.

Bei der angegebenen grossen Mannigfaltigkeit in Bezug auf Richtung der Insertionslinie ist es nicht gut angängig, aus den Einzelmessungen Durchschnittswerte zu berechnen.

Um die Neigung der Insertionslinie einesteils zum Vertikalmeridian, anderenteils zum Äquator zu bestimmen, wurde von den beiden Endpunkten der Insertion sowohl die Entfernung vom Äquator als auch vom Vertikalmeridian gemessen. Es geschah dies in der Art, dass zu einem feinen Faden gemessen wurde, welcher im Äquator bezw. im Vertikalmeridian um den Bulbus gelegt wurde. Denkt man sich eine Linie durch die beiden Endpunkte der Insertion gelegt, so stellt diese die Sehne der bogenförmig verlaufenden Insertion dar. Aus den erhaltenen Messungswerten berechnet sich nun der Neigungswinkel dieser Bogensehne zum Vertikalmeridian sehr wechselnd
beim erwachsenen Emmetropen schwankte der
Winkel zwischen . . . . 30° und 62°
und beim Neugeborenen zwischen . . . . . . 35° und 67°
und der Neigungswinkel der Bogensehne zum Äquator
beim erwachsenen Emmetropen zwischen 20° und 53°
„ Neugeborenen „ 21° und 63°

Bei dem individuell so überaus verschiedenen Verlauf der Insertionslinie haben berechnete Mittelwerte wenig Wert. Wird aus den Einzelmessungen das Mittel gewonnen, so erhält man bei den erwachsenen Emmetropen als Mittelwert für den Neigungswinkel der Bogensehne zum Vertikalmeridian einen Winkel von ca. 48°[1]), bei dem Neugeborenen von ca. 50°.

---

1) Fuchs giebt denselben zu 45° an.

Die so überaus verschiedene Richtung der Insertionslinie der obliqui dürfte in Zusammenhang stehen mit der Verschiedenheit in der Konfiguration der Orbita, der Lage der Trochlea und insbesondere auch mit der Lage des Bulbus in der Orbita.

Nicht unerwähnt will ich lassen, dass bei mehreren Augen von jugendlichen Individuen in exquisiter Weise der von Fuchs beschriebene zweite Typus der Insertion zu sehen war, bei dem nämlich die Insertion eine meridionale Richtung hatte und das hintere Ende der Insertion etwas entfernt vom vertikalen Meridian auf der temporalen Seite lag. Der Form und Grösse nach handelte es sich bei diesen Augen offenbar nicht um myopische Augen; ob solche Augen mehr zur Entwickelung von Myopie disponieren, muss dahingestellt bleiben.

Jedenfalls geht aus dem Mitgeteilten hervor, dass der sog. „myopische“ Typus der Insertion des obliq. super. auch beim nicht myopischen kindlichen Auge vorkommt, die mehr meridionale Richtung der Insertion bei dem Auge des Neugeborenen nichts ungewöhnliches ist.

Auf das Verhalten bei myopischen Augen werde ich an anderer Stelle eingehen, hier sei nur erwähnt, dass — was auch schon Fuchs angiebt — der erste Typus in exquisiter Weise ausgeprägt auch beim hochgradig myopischen Auge gefunden wird.

Was die Beziehung des vorderen (lateralen) Endpunktes der Insertion des obliquus superior zu dem lateralen Endpunkt der Insertion des rectus superior betrifft, so lagen beide bei sämtlichen untersuchten emmetropischen Augen von Erwachsenen ziemlich in gleichem Meridian. Der Abstand beider betrug beim Erwachsenen im Mittel 4,1 mm[1]) (Max. 6,5, Min. 3). Dabei sei erwähnt, dass das vordere Ende der Insertion des obl. super. beim Erwachsenen 4 mal im Äquator lag, in einem Fall 3 mm

---

1) Nach Fuchs im Mittel 4,6 (Max. 8, Min. 0,5).

dahinter, während das hintere Ende der Insertion im Mittel 6,9 (Max. 8, Min. 5) hinter dem Äquator lag.

Bei dem Neugeborenen betrug der erwähnte Abstand von Insertion des rect. super. und obliq. super. im Mittel 2 mm (Max. 3,25, Min. 1,0) und zwar stets im gleichen bezw. beinahe gleichen Meridian. Das vordere Ende der Insertion des obliq. super. lag durchschnittlich 1,12 mm hinter dem Äquator (Max. 3 mm hinter dem Äquator, Min. im Äquator), das hintere Ende der Insertion im Mittel 5,39 mm hinter dem Äquator (Max. 6,25, Min. 5).

Was die Insertion des obliquus inferior betrifft, so bietet auch sie ein sehr wechselndes Verhalten. Die Länge der Insertionslinie, von dem vorderen bis zum hinteren Endpunkt derselben gemessen, beträgt beim Erwachsenen (Emmetropen) im Mittel 11,45 (Max. 13, Min. 10,5), beim Neugeborenen 7,08 (Max. 8, Min. 6). In den meisten Fällen liegt das vordere Ende der Insertion unweit hinter dem Äquator und etwas unterhalb von dem Horizontalmeridian ungefähr in gleicher Höhe mit dem unteren Rand der Insertion des rectus externus bezw. etwas darüber. Von hier aus steigt die Insertionslinie meist schräg auf, kreuzt den horizontalen Meridian und endet rückwärts etwas oberhalb dieses Meridians. Dabei sei bemerkt, dass die Insertionslinie sehr gewöhnlich nicht gleichmässig schräg nach oben und hinten zieht, sondern innerhalb ihres Verlaufes Unregelmässigkeiten zeigt. An ihrem vorderen Ende sieht man gelegentlich mehrere kleine annähernd parallel zu einander gestellte Insertionsleisten meist in der Art, dass vor bezw. nach unten von einer grösseren Insertionslinie, die im grossen und ganzen die Richtung der übrigen zusammenhängenden Insertion hat, zwei kleinere Partialinsertionsleistchen zu sehen sind. Die von diesen letzteren entspringenden Muskelbündel verschmelzen unweit von der Insertion mit der Hauptmasse des Muskels. Während, wie eben angegeben, gewöhnlich die Insertion von

unten vorn nach hinten oben schräg aufsteigt, wurde in einem Fall bei einem erwachsenen Emmetropen gerade der entgegengesetzte Verlauf von oben vorn nach unten hinten gesehen. (Auch Fuchs [l. c. p. 18] hat das Gleiche beobachtet.)

Was das Verhalten der Insertion zum horizontalen Meridian betrifft, so teilt derselbe in den meisten Fällen die Insertionslinie und zwar derart, dass bei den Erwachsenen das vordere unterhalb gelegene Stück gewöhnlich erheblich grösser ist als das mehr rückwärtig gelegene. Das hintere Ende der Insertion fiel gelegentlich sowohl bei Erwachsenen als auch bei Neugeborenen in den horizontalen Meridian.

Denkt man sich eine Linie gelegt durch die beiden Endpunkte der Insertion, so bildet diese Linie mit dem Horizontalmeridian einen nach vorn offenen Winkel beim Neugeborenen von 17°—57°, beim Erwachsenen von 16°—30°; in dem einen Fall, in welchem bei einem erwachsenen Emmetropen die Richtung der Insertion eine dem gewöhnlichen gerade entgegengesetzte war, bildete die erwähnte Verbindungslinie der Endpunkte der Insertion mit dem Horizontalmeridian einen nach hinten offenen Winkel von 25°.

Wie erwähnt, liegt das vordere Ende der Insertion meist unweit hinter dem Äquator. Genauere Messungen ergaben, dass beim Erwachsenen das vordere Ende der Insertion im Mittel 4,1 mm (Max. 6,5, Min. 3) hinter dem Äquator liegt, das hintere Ende 13,6 im Mittel (Max. 15, Min. 12,5). Beim Neugeborenen betrugen die betreffenden Entfernungen im Mittel 3,25 (Max. 4,25, Min. 2) und 8,2 mm (Max. 10, Min. 6,25).

Der Winkel, welchen die Verbindungslinie der Insertionsendpunkte mit dem Äquator bildet, variiert beim Erwachsenen zwischen 43° und 67°, beim Neugeborenen zwischen 32° und 62°.

Das vordere Ende der Obliquusinsertion lag hinter der Insertion des rect. extern. im Mittel 6,37 mm beim Neugeborenen (Max. 7,25, Min. 5,5) und 10,21 im Mittel beim Erwachsenen

Tabelle X.

Verhalten der Insertion der Obliqui.

Name und Alter des Kindes	Obliquus superior					Obliquus inferior					Sehnenabstand der obliqui	
	Sehnenbreite	Abstand der Sehne				Sehnenbreite	Abstand der Sehne					
		vom Hornhautrand		vom Opticus			vom Hornhautrand		vom Opticus			
		vorn	hinten	vorn	hinten		vorn	hinten	vorn	hinten	vord. Enden	hint. Enden
Neugeb. Wöchner, Asyl RA	8	10.75	11	8	5	6.5	10	12.5	9.5	5	9	9
Nr. 104, Neugeborener, RA	7.5	9.3	11	9.75	5	7.5	9.75	14.5	9.5	2.25	10.3	8.5
LA	5.5	8.5	11.25	9.25	5	5.75	10.5	14	8.25	4	11	7.25
Nr. 98, Neugeborener, RA	7	10	13	11	5.5	6.6	11	14.5	9	4.	10.25	7.5
Neugeborenes Kind (bei der Geburt erstickt) RA	5.5	9.5	12.5	9	4.25	5	10.75	13.g	7.75	3.75	6	4.25
2 Tage altes Kind, RA	4.5	11	13.25	10	5.5	6.75	11.g	14	9.5	3.25	10.3	6.3
4 Tage alter Knabe, RA	5.75	8	11	9.3	5	7	10	12	8	3	9.25	6
LA	7	6.75	11	9.25	4	6.5	9.75	12.3	7	3	9.75	5
Karl G., 5 Tage alt, RA	8.5	10	11.3	9	6	6.75	11.5	14	7	2.3	9.75	8.5
LA	8	10	12	9.5	4	7	12	14	8	4	10	7.5
Nr. 105, 3 Tage alt, Kind, RA	5	10	11.5	8.5	5	5.5	10	13	9	4	10	7
LA	5.25	10	12	8	4	6	10	13	8	4	10	7
Nr. 99, Neugeborener, 4 Tage alt, LA	5.3	8.25	12.5	9	4.5	6	11	13.5	8	3	10	5
Nr. 250, Neugeborener, 5 Tage alt, RA	7	9	10.3	9	4.25	8	9	13	10	4	11	9.25
Mittel bei Neugeborenen, (Mittel aus 14 Fällen)	6.41	9.36	11.68	9.18	4.78	6.49	10.44	13.05	8.42	3.54	9.65	7.11
Nr. 103, Neugeborener, 20 Tage alt, LA	5	9	12.5	9.5	5	5.5	11	13.25	9	3	10.25	7
Knabe L., 2 Monat, RA	8	10.5	12.5	9	4	6.5	11.5	14.5	9.5	3	10	7
LA	7	11	12.5	8.5	4.5	5	11.5	14	7	3	9	7
3 monatliches Kind, RA	7.3	10	13.5	10.6	5.5	6	12	15	9	4.3	10	7.5
LA	8	11	14	11	5	7	13	16	9	4	10	6.5
Louise R., 3½ Monat, RA	6.3	11	15	10	4	7	12.5	15.3	10	4.3	10	7
LA	8	10	14	10	5	8	13.5	15.5	9.5	4	11	7
Lina J., 3½ Monat, LA	6.25	10.5	12.25	9	5	5.25	12	15	7	3	8.5	8.5
11 monatliches Kind. RA	5.5	11	10.5	8	5	6	11.5	14.5	8	3.75	10.5	9
LA	6	11	11.5	8.5	5	6	12	14	8.5	4	10.5	8.5
August W., 1 Jahr, LA	7	11.3	14.5	10	5.75	8	13	15	10.5	3.75	12	7.5
Camillus H., 1½ Jahr, RA	8.5	13	15.5	11.75	6.5	7.75	14	18	11.5	5.5	13	10.5

Name und Alter des Kindes	Obliquus superior					Obliquus inferior					Sehnenabstand der obliqui	
	Sehnenbreite	Abstand der Sehne				Sehnenbreite	Abstand der Sehne					
		vom Hornhautrand		vom Opticus			vom Hornhautrand		vom Opticus			
		vorn	hinten	vorn	hinten		vorn	hinten	vorn	hinten	vord. Enden	hint. Enden
Erwin A., $1^3/_4$ Jahr, LA	7	11	15	12.25	6	8.3	13	17	10	5	13.3	7
Eugenie R., $2^1/_2$ Jahr, LA	7.5	10	13.5	12	6.3	7.5	13	16.3	10	3.75	15	11
Ludwig B., $3^1/_2$ Jahr, RA	8.5	12.5	17.5	13	6	8.5	13	17	13.3	6	13	9
Max T., 4 Jahr, RA	9	14	17.3	12.25	6	6.3	15	17.6	10.6	5.25	10	11
Eugen M., $4^3/_4$ Jahr, LA	9	11.5	16.6	13.6	6.5	9.6	13.25	18.3	11.25	3.6	13	8.3
E., 6 Jahr, RA	6.75	12.5	17.12	15.75	9.5	10.5	13.75	18 6	12.5	4.75	14.5	9.6
Louise R., $6^3/_4$ Jahr, LA	7.25	12.12	16	14.5	7	7.5	13.75	17.75	11.25	5.25	13.5	9
Joseph R., 7 Jahr, RA	7.75	12.75	17	13.12	6.25	8	14.25	18.75	10.25	4:5	11.75	7.5
Leo Z., 7 Jahr, LA	11	11.75	14.5	14	6.75	8.3	13.25	18	11.75	5.g	13	8.5
Knabe, 7 Jahre, RA	7	nicht genau zu messen				10	14.5	20	14.5	7	14	7
LA	8.5	13	17.5	15	7.5	9.5	15	19	14.5	7.5	15	9
Henriette E., 8 Jahr, RA	6.5	13.75	16.12	12.3	7.75	8.75	12.3	17.75	11.25	5.25	14.75	10.75
Theodor B., $8^1/_2$ Jahr, RA	9	16	18.5	13	7.75	7.5	17.25	19.5	12	5	15	11.5
Karl C., 9 Jahr, RA	11	14	15.3	12.25	6.5	9	14.5	19	13	5	14.5	14
Marie P., 13 Jahr, LA	8.25	12.75	16	12	6.75	8	15.5	18.5	10.5	5.25	13.3	10
Eugen B., 14 Jahr RA	8	14.25	16.25	12.25	7.3	8	14.25	17	10	4.5	13	10
LA	9.5	11.6	16.3	13.5	6.3	7.3	14.5	17.5	10	5.5	13	10
Paul K., 15 Jahr, RA	9.5	13.75	17.25	14	6	7.6	15.5	19	11.25	3.75	13.5	10.25
Mittel bei fünf erwachsenen Emmetropen	10.6	13.85	18.8	14.66	7.56	11.45	16.66	20.96	12.96	5.65	15.0	11.9
Min.	10.5					13					17	15
Max.	11.0					10.5					12	9

(Max. 11,75, Min. 9). Zieht man von dem vorderen Ende der Obliq. inferorinsertion im gleichen Meridian eine Linie nach vorn, so schneidet diese die Externusinsertion zum öfteren an der Grenze des unteren Drittels, seltener in der Mitte bezw. etwas tiefer nahe dem unteren Rand.

Wird der Abstand je der beiden vorderen und der beiden hinteren Endpunkte der Insertionen des obliqui sup. und obliq. infer. gemessen, so erhält man sehr differente Messungswerte; hat die Insertion des obliq. sup. eine mehr meridionale Richtung, so konvergieren beide Insertionslinien nach hinten, im anderen Fall hat der von den beiden Obliquusinsertionen begrenzte Raum sehr mannigfache Form. Bei den untersuchten fünf emmetropischen Augen von Erwachsenen betrug der Abstand der korrespondierenden vorderen Endpunkte im Mittel 15 (Max. 17, Min. 12) der correspondierenden hinteren Endpunkte im Mittel 11,9 (Max. 15, Min. 9), beim Neugeborenen 9,7 im Mittel (Max. 10, Min. 9) und 6,6 (Max. 9,75, Min. 4,75).

Bei den grossen individuellen Verschiedenheiten im Verhalten der Obliquusinsertionen war es bei der relativ kleinen Zahl von Untersuchungen nicht möglich, Unterschiede festzustellen, welche im Zusammenhang mit den Wachstumsverhältnissen des Auges stehen.

Das nähere Verhalten der Obliquusinsertionen am wachsenden Auge ist aus beistehender Tabelle (Tabelle X) ersichtlich.

Erklärung der Tafeln.

Tafel XXXI. Graphische Darstellung des Wachstums von Auge und Gehirn.

Tafel XXXII/XXXIII. Serie von Abbildungen von Augen verschiedener Lebensalter.

BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER SALMONIDEN.

VON

W. FELIX
IN ZÜRICH.

I. TEIL.

Mit Tafel XXXIV/XXXVII und 17 Textfiguren.

INHALT:

Die Arbeit sollte ursprünglich die Thatsachen, welche ich (95[1]) bei Gelegenheit des Anatomenkongresses in Basel über die Entwickelung des Exkretionssystems der Forelle vortrug, in ausführlicher Darstellung bringen. Während der Ausarbeitung des Vortrages liess sich ein genaueres Eingehen auf die Entwickelung benachbarter Organe nicht vermeiden. Ich untersuchte deshalb die Entwickelung der beiden Hauptgefässstämme, der Vena cardinalis post. (Stammvene, Ziegler 87, pag. 625) und der Aorta, mit letzterer die Entwickelung des Sklerotoms, und endlich die Entwickelung des lymphoiden Gewebes des Exkretionssystems und seine Beziehungen zur Blutkörperchenbildung. Infolgedessen und durch die Schwierigkeit junge Tiere von 1—2 Jahren zu erhalten, hat sich die Veröffentlichung der ausführlichen Arbeit, die nach meiner damaligen Ankündigung unmittelbar folgen sollte, über Gebühr verzögert.

Inhaltsübersicht.

[1]) Bei der Litteraturangabe verfahre ich nach der von Field (93b) vorgeschlagenen Methode.

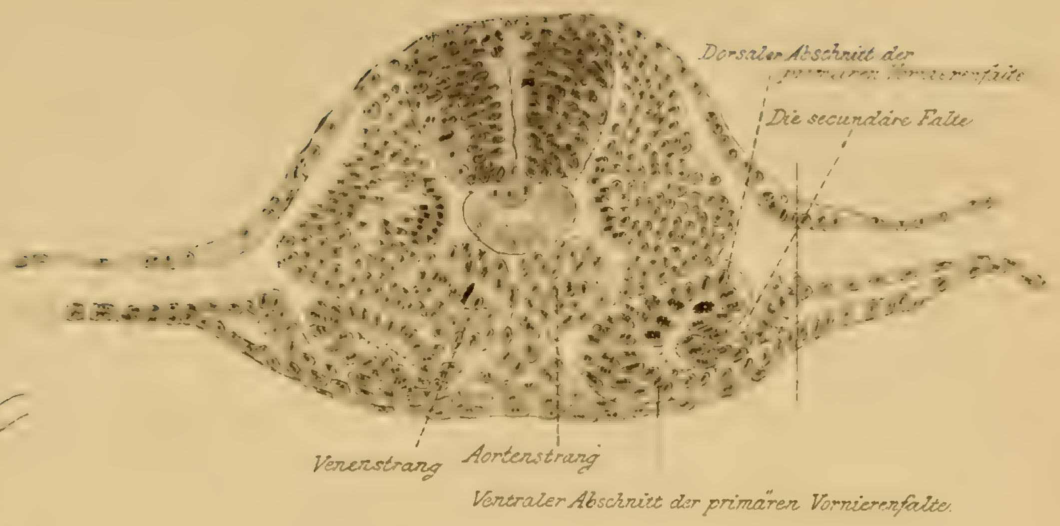
4. Die Entwickelung der bleibenden Niere.
5. Endschicksal der Vorniere und weitere Entwickelung der bleibenden Niere.
6. Die Entwickelung der Harnblase, des End- und Schwanzdarmes.
7. Die Entwickelung des pseudolymphoiden Gewebes der Niere.
8. Zusammenfassung.

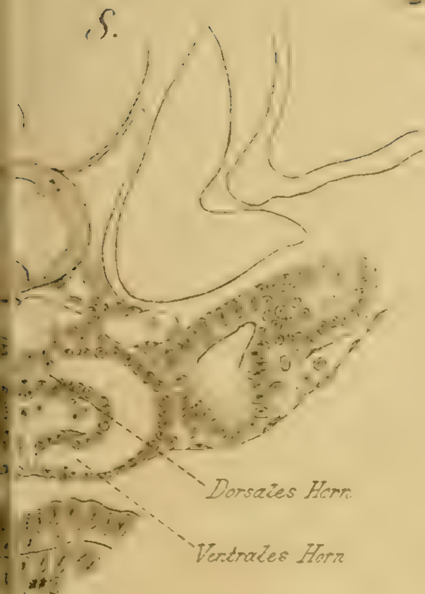
Material.

Die Eier (Forelle und Lachs) entstammen der hiesigen Fischzuchtanstalt, deren Benutzung mir von dem damaligen Vorstand Herrn Professor Schoch in liebenswürdigster Weise gestattet wurde. Die Eier wurden nach dem Grade ihrer Entwickelung verschieden behandelt. Von dem ersten Tage nach der Befruchtung bis zu dem Stadium, in welchem der Embryo seinen Schwanz zu krümmen beginnt, wurden die Eier ohne eine vorhergehende Präparation nach der Vorschrift von Böhm und Oppel (93, Abschnitt 584) in Sublimateisessig fixiert (konz. wässerige Sublimatlösung 80 Teile, Eisessig 20 Teile). Da es nicht zu vermeiden war, dass mit den Eiern etwas Wasser in die Fixierungsflüssigkeit kam, wurde dieselbe nach 5 Minuten gewechselt. In Sublimateisessig blieben die Eier 45 Minuten und kamen dann in Alkohol von allmählich steigender Konzentration und zwar in 30%, 50%, 70% und 80% jeweilen 1—3 Stunden, je nach der Grösse des Embryo. Mit noch schwächeren Alkoholen als 30% zu beginnen ist entschieden zu widerraten, da die so gehärteten Embryonen keine schönen Bilder lieferten. Langsamer mit der Konzentration des Alkohol zu steigen hat keinen Wert, weil die so behandelten Embryonen nicht schöner, als die anderen sind. Nach vollendeter Nachhärtung — gewöhnlich am anderen

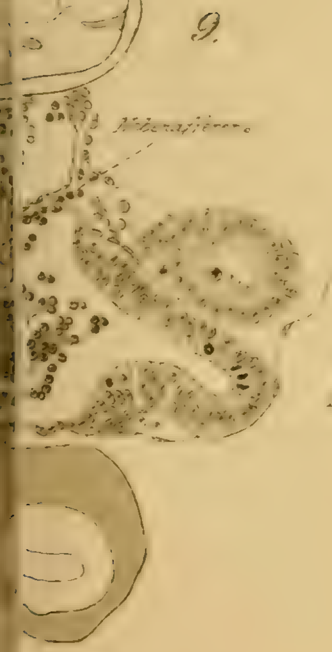


Felix del. C. Krapf lith.











Verlag von J.F. Bergmann in Wiesbaden.

Tag — wurden die Embryonen mit Nadeln abpräpariert und in 80% jodhaltigem Alkohol (0,5 Tinct. jodi, 100 ccm 80% Alkohol) entsublimatisiert. Die Färbung erfolgte mit Boraxkarmin nach der Stöhrschen Vorschrift, die Nachfärbung mit Jodgrün (2 g Jodgrün in 100 ccm 50%igem Alkohol gelöst). Vor der Jodgrünfärbung muss die Säure, die infolge der Nachbehandlung der Boraxkarminfärbung mit Säurealkohol im Embryo geblieben ist, sorgfältig durch Auswaschen in 70%igem Alkohol entfernt werden. Im Jodgrün bleiben die Embryonen 12—24 Stunden und kommen dann in 70%igen Alkohol, in welchem sie solange verweilen, bis unter der grünen die rote Farbe wieder zum Vorschein kommt. Anfangs geben die Embryonen sehr viel Farbe ab, man muss daher im Beginn häufig den 70%igen Alkohol wechseln. Die Weiterbehandlung geschieht dann in der üblichen Weise (siehe Mercier 95). Ausdrücklich hebe ich hervor, dass wir immer nur kurz vor dem Einbetten die Alkoholkonzentration von 80% überschritten haben. Die Sublimateisessigmethode liefert sehr klare Bilder, manchmal wird aber durch zu starke Schrumpfung der Eihaut der Kopf des Embryo etwas zusammengedrückt. Die Doppelfärbung Boraxkarmin-Jodgrün giebt den Schnitten keinen schönen, aber dafür sehr scharfen Farbton, gewöhnlich werden auch die Zellgrenzen sehr deutlich. Ich ziehe deshalb diese Doppelfärbung unbedingt der einfachen Boraxkarminfärbung vor. Hinzufügen will ich noch, dass Jodgrün den Dotter sehr stark färbt, deswegen die Doppelfärbung bei allen Embryonen mit vielen Dotterplättchen in den Zellen mit Vorsicht anzuwenden ist.

Beginnt der Embryo sich auf dem Dotter zu krümmen, muss derselbe frisch herauspräpariert werden, was bei nur einiger Übung mit spielender Leichtigkeit gelingt. Die Präparation muss in physiologischer Kochsalzlösung vorgenommen werden, damit bei einer Verletzung des Dottersackes und dadurch bedingten Austritt von Dotter, was namentlich bei der Präparation der

jüngsten Stadien häufig eintritt, keine Gerinnung desselben erfolgt. Der herauspräparierte Embryo wurde anfangs in verschiedenen Flüssigkeiten fixiert, zuletzt habe ich ausschliesslich Zenkersche Flüssigkeit benutzt, die mit Ausnahme des Centralnervensystems geradezu glänzend schöne Bilder liefert. Über die Art und Weise der Fixierung siehe Mercier (95). Ganze Eier in Zenker zu fixieren, muss ich entschieden abraten. Die Fixation derselben misslang mir regelmässig, weil unter der Einwirkung dieser Flüssigkeit jedesmal der Dotter zersprengt und gewöhnlich damit der Embryo verletzt wurde. Es gelang zwar, die Risse im Dotter auf ein Minimum durch Erhöhung des Eisessiggehaltes auf das Vierfache zu beschränken, doch bleibt für ganze Eier Sublimateisessig die sichrere Methode.

Um ein sich Krümmen des herauspräparierten Embryos zu verhindern, übertrug ich die lebenden Embryonen auf einem Hornspatel in die Zenkersche Flüssigkeit, tauchte zunächst den Kopf und nach und nach das ganze Tier ein, ich erhielt auf diese Weise mindestens die Hälfte aller Embryonen vollständig gestreckt, ohne dass Zerreissungen eingetreten wären.

Sind die Embryonen ausgeschlüpft, so soll man sie nicht mit dem Dotter fixieren. Einmal dringt die fixierende Flüssigkeit viel schwerer ein, und es werden die Teile des Embryo über dem Dotter, also gerade das Exkretionssystem schlechter fixiert, andererseits wird bei der Entfernung des fixierten Dotters — der bei Paraffineinbettung ein Schneiden unmöglich macht — regelmässig die Leber verletzt. Öffnet man aber den Dottersack in 0,75 %iger Kochsalzlösung und lässt das Tier noch eine Weile in derselben herumschwimmen, so wird der Dotter bis auf den letzten Tropfen entfernt, ohne dass auch nur die geringste Verletzung oder Zerrung an der Leber stattfindet.

Ist der Dottersack scheinbar verschwunden, so liegt doch noch eine beträchtliche Menge von Dotter in der Leibeshöhle (bei dem Lachs verschwindet der Dotter erst gegen Ende des

3. Monates nach dem Ausschlüpfen) und kann ein Schneiden unmöglich machen. Öffnet man aber den Tieren vor dem Fixieren den Bauch und legt sie für ein paar Minuten in physiologische Kochsalzlösung, so kann man wieder allen Dotter entfernen. Ich verfuhr gewöhnlich so, dass ich die Tiere erst in Zenker abtötete, in Kochsalzlösung öffnete und dann mit einem feinen Pinsel den Dotter entfernte.

Mir standen drei Serien von Forellen und zwei Serien von Lachsen zur Verfügung. Die einzelnen Serien zeigen je nach der Temperatur des Wassers eine ganz verschieden rasche Entwickelung; auf diesen Unterschied hat bereits C. E. v. Baer (35, pag. 2) aufmerksam gemacht. Die Forellen der ersten Serie schlüpften zwischen dem 104. und 110. Tag aus, die der zweiten begannen bereits am 93. Tag die Eihaut zu sprengen, während die Forellen der dritten Serie am 110. Tag noch sämtlich in der Eihaut waren. Dieser Wachstumsunterschied ist namentlich in der ersten Zeit ein auffallender, so erreichten die einen Eier am 19. Tag, die anderen am 27. Tag das Vornierenstadium. Auf diesen Wachstumsunterschieden beruhen die oft auffallenden Differenzen der Altersangaben in den nachfolgenden Abschnitten. Man ist selbstverständlich dadurch im Stande künstlich das Entwickelungstempo zu beeinflussen; die eine Lachsserie habe ich bei gewöhnlicher Temperatur sich entwickeln lassen, bei der zweiten verzögerte ich die Entwickelung durch Eis, das ich im Brutkasten schwimmen liess.

In den ersten drei Wochen wurden täglich dreimal (alle 8 Stunden) Eier eingelegt, in der vierten Woche jeden Tag zweimal, von der fünften Woche ab, jeden Tag einmal.

Entwickelung der Vorniere und des primären Harnleiters (Vornierengang).

Das Exkretionssystem der Salmoniden durchläuft drei verschiedene Entwickelungsstufen. Ich bezeichne dieselben als Vorniere, Urniere und Nachniere. Warum ich diese Bezeichnung gewählt habe, darüber werde ich später Rechenschaft geben.

Die Vorniere ist das einzig funktionierende Harnorgan des wachsenden Embryos, des ausgeschlüpften und des wenig Wochen alten Tieres. Sie wird deshalb diesen besonderen Anforderungen gegenüber besondere Ausbildung erkennen lassen.

Litteratur.

Rückert (92, pag. 611) teilt in seinem ausgezeichneten Referat die gesamte Litteratur über das Exkretionssystem in drei Perioden. Nach ihm verdienen es zwei Arbeiten als bahnbrechend jeweilen für die neue Periode bezeichnet zu werden, für die zweite Periode ist es die Arbeit Fürbringers (78), für die dritte die Arbeit Graf Spees (84). Die Arbeit Fürbringers soll sich vermöge ihres zusammenfassenden Charakters, die letztere durch die neue Richtung, welche sie der Forschung wies, besonders zu Marksteinen in der Litteratur des Exkretionssystems eignen. Fürbringer (78) unterscheidet zum erstenmale die Charaktere der Vorniere, der Urniere und der Nachniere und stellt auf Grund umfassender Untersuchungen die einander entsprechenden Entwickelungsstadien des Nierensystems innerhalb des Wirbeltierstammes zusammen. Seine Arbeit beherscht in vollkommener Weise den Stoff und ist auf Jahre hinaus für alle folgenden Untersuchungen wegleitend gewesen, sie ist in der That ein Markstein, darin werden wohl alle mit Rückert über-

einstimmen. Ganz anders liegen meiner Meinung nach die Verhältnisse bei der Arbeit Graf Spees. Ich will keinen Augenblick bestreiten, dass diese Arbeit ihre Bedeutung besessen, dass sie bestimmend auf eine ganze Reihe von Nachuntersuchungen eingewirkt hat. Ich muss ferner zugeben, dass alle nachfolgenden Untersucher die Angaben Graf Spees bestätigt haben, allein die Thatsache lässt sich wohl heute kaum bestreiten, dass diese Arbeit Graf Spees keiner neuen Periode die Bahn brach, sondern in einen Irrweg führte. Die ektodermale Herkunft des primären Harnleiters (Vornierengang), welche längere Zeit so ausschliesslich das Interesse beherrschte, ist heute — wenn nicht unrichtig, die Abbildungen, welche Graf Spee giebt, scheinen mir nicht beweisend —, so doch zu einer Frage von ganz untergeordneter Bedeutung geworden. Als bahnbrechend in der neueren Litteratur kann nur eine Arbeit bezeichnet werden, die von Rückert (88a). Wenn eine begreifliche Bescheidenheit Rückert hindert, seine Arbeit in den Vordergrund zu stellen, so haben seine Mitarbeiter auf demselben Gebiet die Pflicht, den Autor Rückert dem Referenten Rückert gegenüber in Schutz zu nehmen und seiner Arbeit in der Litteratur denjenigen Platz anzuweisen, der ihr zukommt, das ist an der Spitze der jüngsten Periode in der Litteratur des Exkretionssystems. Ich unterscheide deshalb in der neueren Litteratur nach Fürbinger zwei Perioden, vor und nach Rückert. Das Hauptverdienst Rückerts besteht in der Klarlegung der Entwickelung der Vorniere. Durch die Rückertsche Arbeit haben wir bestimmte Charaktere gewonnen, um die Vorniere genau zu definieren. Seitdem dieselben für fast alle Vertebraten von den verschiedensten Autoren bestätigt wurden, können wir wohl ein bestimmtes Gesetz aufstellen, was wir fortan als Vorniere bezeichnen dürfen.

Wer die Behauptung aufstellt, ein Teil des Exkretionssystems irgend eines Vertebratenembryos sei Vorniere, hat folgende Beweise zu bringen:

1. Der Drüsenabschnitt der Vorniere besteht aus mehreren quer verlaufenden, segmental angeordneten Drüsenkanälchen (Vornierenkanälchen). Bei nur rudimentär auftretender Vorniere können statt der Kanäle solide Stränge auftreten. Das Vornierenkanälchen kann entweder mit einem Peritonealtrichter in der Leibeshöhle oder abgeschnürt von derselben blind beginnen. Die Ausmündung erfolgt entweder auf die äussere Oberfläche des Tieres oder in einen Ausführungsgang.

2. Der Ausführungsgang der Vorniere (soweit die Tiere einen solchen besitzen) zerfällt in zwei Abschnitte: a) einen kranialen Abschnitt, mit welchem sich die Vornierenkanälchen verbinden (Sammelrohr [Field 91]), b) einen kaudalen Abschnitt, welcher schwanzwärts verläuft, um in der Höhe des Afters entweder in den Enddarm oder selbständig auf die äussere Oberfläche des Tieres auszumünden (primärer Harnleiter, Vornierengang). Das vordere Ende des Vornierenganges wäre also unmittelbar kaudalwärts der Einmündung des letzten, am weitesten kaudalwärts gelegenen Vornierenkanälchens zu suchen.

3. Die Vornierenkanälchen entstehen durch Ausstülpung der Leibeshöhle **vor** der Bildung eines Ganges.

4. Das Sammelrohr entsteht durch Vereinigung der blinden Enden der Vornierenkanälchen, gewöhnlich so, dass das vorhergehende Kanälchen sich mit dem nachfolgenden verbindet.

Anschliessend füge ich bei, 1. dass für die Entstehung des primären Harnleiters (Vornierengang) sich ein bestimmtes Gesetz zur Stunde nicht aufstellen lässt, 2. dass aus der Morphologie des

ausgebildeten Glomerulus (innerer oder äusserer) kein charakteristisches Merkmal für die Vorniere zu entnehmen ist.

Solange diese Beweise nicht zu erbringen sind, ist der Nachweis einer Vorniere nicht geliefert. Der betreffende Abschnitt des Exkretionssystems kann eine Vorniere sein, bewiesen ist es nicht. Ich (91) habe bereits in einer früheren Arbeit diese Forderungen entwickelt und schon damals hervorgehoben, dass bei Annahme derselben als Richtschnur der Kritik wir durch manche der bisher angeführten Vornieren einen Strich machen müssten, ihre Vornierennatur ist nicht nachgewiesen. Es hat deshalb seine Schwierigkeiten bei Vergleichen, wie sie sich ja von selbst nötig machen, die Ausdrücke „Vornierengang“ und „Urnierengang“ zu gebrauchen. Ich werde deshalb in den folgenden Zeilen nur von einem primären Harnleiter = Vornierengang = Urnierengang sprechen, während ich den Ureter der Amnioten als sekundären Harnleiter anführen werde. Mit der Annahme des Ausdruckes „primärer Harnleiter“, der sich ja bereits in der Litteratur findet (Semper 75), gehen wir jeder Präjudizierung aus dem Wege. Wer Gelegenheit hat, die Verwirrung kennen zu lernen, welche der doppelte Name für ein und dasselbe Gebilde und die bestehende Unsicherheit seiner Anwendung in den Köpfen der Studierenden anrichtet, wird vielleicht auch aus didaktischen Gründen die Entfernung des Doppelnamens billigen. Den Teil des Ganges der durch Vereinigung der Vornierenkanälchen entsteht, bezeichne ich nach wie vor mit Field als Sammelrohr.

Der schwierigst zu führende Nachweis ist der unter 3 geforderte. Wie notwendig aber gerade er ist, dafür besitzen wir neuerdings einen klassischen Beweis. Man unterschied bisher bei Bdellostoma eine Vorniere und eine Urniere. Die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung hat mit grosser Wahrscheinlichkeit dargethan, dass der bisher als Urniere angesehene Nierenabschnitt von Bdellostoma eine Vorniere ist.

Da wir uns einmal mit der Nomenklatur beschäftigen, so

möchte ich an dieser Stelle Einspruch erheben gegen den synonymen Gebrauch der Bezeichnungen „Kopfniere und Vorniere“. Wer diese beiden Begriffe als synonym gebraucht, der bringt Dinge zusammen, die niemals zusammengehören. Kopfniere ist ein topographischer Begriff der vergleichenden Anatomie, Vorniere ist eine nur durch die Entwickelungsgeschichte festzustellende Bezeichnung. In dieser scharfen Umgrenzung gebraucht, können die Namen keinen Anstoss erregen; nimmt man sie gleichbedeutend, ist die Verwirrung da. Es trifft zu, dass aus der Vorniere eine Kopfniere werden kann, daraus folgt aber nicht, dass alles, was vergleichend anatomisch als Kopfniere bezeichnet wird, Vorniere gewesen sei oder noch ist. Nach Hyrtl ist die Kopfniere der Teleostier gleich Vorniere plus vorderer Abschnitt der Urniere. Die Gleichstellung des Begriffes „Kopfniere“ mit dem Begriff „Vorniere“ ist zum guten Teil schuld an der Verwirrung, welche in der Vornierenlitteratur der Zeit vor Rückert herrscht.

Wie auf der einen Seite die Vorniere immer mehr in den Vordergrund des Interesses rückte, so häuften sich auf der anderen Seite die Beobachtungen, welche die ektodermale Herkunft des primären Harnleiters (Vornierengang) stark einschränkten. Die ektodermale Abkunft des Ganges wird heute, wo sämtliche Vertebratenklassen daraufhin untersucht sind, bestimmt ausgeschlossen bei Ganoiden, Teleostiern, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Die Arbeiten, welche einen solchen Ursprung behaupteten bei Ganoiden (Beard [89]), Teleostiern (Brook [87], Ryder [87]), Amphibien (Perenyi [87], Brook [87]), Reptilien (Perenyi [87], Orr [87], Mitsukuri [88], Ostroumoff [88], Vögeln (Beard [87], Brook [87]), sind wohl als widerlegt zu betrachten. Die Herkunft des primären Harnleiters (Vornierengang) bei den Cyclostomen ist zweifelhaft, da neuerdings Kupffer (88) denselben vom Ektoderm ableitet, während Goette (90) und Owsjannikow (89) ihn vom Mesoderm sich bilden

lassen. So bleiben für die ektodermale Entstehung des primären Harnleiters allein die Selachier und die Säuger übrig. Aber auch hier stehen den Arbeiten, die denselben vom Ektoderm ableiten, die entgegengesetzten Angaben gegenüber. Bei Selachiern steht Rabl (96) gegen Beard (87), Rückert (88), van Wijhe (89), bei den Säugern Renson (83), Lockwood (87), Fleischmann (87), Martin (88), Keibel (88a) gegen Hensen (66, 67, 75, 76), Spee (84), Flemming (86), Bonnet (87, 88), Keibel (88b). Für den Menschen beruht die Behauptung von der ectodermalen Abkunft des primären Harnleiters auf einem Embryo von H. Meyer (90), der zur Bestätigung Kollmann (91) vorgelegen hat. Ich bin von meinem Kollegen H. Meyer zu der Erklärung ermächtigt, dass er sich bei seiner damaligen Abhandlung nicht mit wünschenswerter Deutlichkeit ausgesprochen habe, dass er nur eine Anlagerung des Harnleiters an das Ektoderm, nicht eine Verbindung desselben mit dem Ektoderm gemeint habe. Wir haben zu dritt (Stöhr, H. Meyer und ich) die Serie des H. Meyerschen 21 tägigen menschlichen Embryos durchmustert und fast auf allen in Betracht kommenden Schnitten eine scharfe Abgrenzung des primären Harnleiters gegen das Ektoderm gesehen, wenn das auf einigen wenigen Schnitten, die nicht hintereinander lagen, unmöglich war, so lag das mit am Objekt, das allerdings für einen menschlichen Embryo von grosser Schönheit ist. Mit dieser neuesten Erklärung H. Meyers stimmt jetzt die Thatsache, dass das letzte Ende des primären Harnleiters nicht dem Ektoderm anliegt, vollständig überein. Ich habe bereits früher (91) darauf hingewiesen, dass das freie Ende des Ganges überhaupt gegen eine Verbindung des Harnleiters mit dem Ektoderm spricht. Die Figur, welche Kollmann in seiner Arbeit (91) von dem Meyerschen Embryo giebt, ist stark schematisiert und entspricht nicht den thatsächlichen Verhältnissen.

Ich gebe im nachfolgenden eine kurze Übersicht aller der-

jenigen Arbeiten, auf welche ich bei Besprechung meiner eigenen Untersuchungsergebnisse zurückkommen muss. Ich ordne die Arbeiten chronologisch und lasse jedem Titel eine kurze Inhaltsangabe folgen.

Rosenberg (67) Material: Hecht. Die Anlage des Exkretionssystems beginnt mit der Entwickelung des Harnleiters (Vornierengang). Dieselbe stellt eine rinnenförmige Ausbuchtung nur der Somatopleura dar in einiger Entfernung vor der Umbiegungsstelle derselben in die Splanchnopleura ungefähr 0,5—1 mm von der hinteren Peripherie des Ohrbläschens entfernt. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung gewinnt diese der Rumpfachse parallel verlaufende Ausbuchtung der Somatopleura dadurch an Längsausdehnung, dass der Prozess, dem sie ihre Entstehung verdankt, sowohl zum Kopf- als zum Schwanzende des Embryo hin Fortschritte macht. Während so die Rinne nach vorn und hinten weiter wächst, schnürt sie sich in der Mitte ab; dieser Prozess schreitet ebenfalls nach vorn und hinten fort, so dass ein Rohr entsteht, dessen beide Enden mit der Leibeshöhle kommunizieren. Im weiteren Verlaufe verlangsamt sich das Wachstum der Rinne nach vorn und hört schliesslich ganz auf. Die Abschnürung erreicht jetzt das vordere Ende, der Gang endet nunmehr nach vorn blind. Nach hinten verlängert sich der Gang in derselben Art und Weise. Über die Bildungsweise der letzten Strecke des Ganges kann Rosenberg keine Auskunft geben, da die Krümmung des Embryo eine Schnittserie unmöglich machte. Endlich knäuelt sich das vordere Gangende auf und wird jederseits durch einen Glomerulus eingestülpt. Die Gefässschlingen der Glomeruli entspringen seitlich aus der Wand der Aorta, sie stehen sich also an der Aorta diametral gegenüber; später rücken sie an der ventralen Wand der Aorta abwärts, nähern sich mehr und mehr der Mittellinie und bilden schliesslich einen scheinbar unpaaren Stamm.

Ich habe die Arbeit Rosenbergs so genau citiert, weil sie

infolge der sorgfältigen Beobachtung grundlegend für die nachfolgenden Arbeiten geworden ist, die ihr nur wenig Neues hinzuzufügen haben.

Öllacher (73) (Material: Forelle) bestätigt die Befunde Rosenbergs. Er hat bei der Bachforelle fast bis in das Detail den nämlichen Entwickelungsmodus beobachtet. Die primären Harnleiter (Vornierengänge) wachsen also auch nach vorn und endigen schliesslich blind.

Romiti (74) bestätigt die Angaben Rosenbergs. Material: Lachs.

Goette (75) (Material: Forelle) bestätigt gleichfalls Rosenbergs Befunde, weicht aber von ihm in folgenden Punkten ab: 1. Das Kopfende des primären Harnleiters (Vornierengang) entsteht nicht bloss aus einer Falte der Somatopleura, sondern besteht auch aus einem Teil der Splanchnopleura. Dadurch stellt das Kopfende von Anfang an eine besondere Anlage dar. 2. Das in die Anlage des kranialen Gangendes miteinbezogene Stück der Splanchnopleura bildet eine Falte, in welcher sich unabhängig von der Aorta die erste Anlage des Glomerulus bildet. Goette tritt an die Untersuchung der Entwickelung der Forellenvorniere (er braucht die Namen Urniere für Vorniere und bleibende Niere für Urniere, welche ich vertausche) mit der bei der Untersuchung der Unkenentwickelung gewonnenen Ansicht heran. Bei den Anuren schliesst sich vorübergehend der die drei Öffnungen der Vorniere und den freien Glomerulus enthaltende Teil der Leibeshöhle von der übrigen Leibeshöhle ab. Goette vergleicht deshalb (75: pag. 824/25) diesen abgeschlossenen Teil der Leibeshöhle mit dem erweiterten, einen Malpighischen Gefässknäuel umfassenden Ende eines Harnkanälchens der Urniere. Der Vergleich wird ihm aber durch den Umstand gestört, dass der Abschluss jenes Leibeshöhlenabschnittes sehr bald aufhört und der letztere wieder in die allgemeine Leibeshöhle aufgeht, teils bevor, teils gleich nachdem der Gefässknäuel Blut aufgenommen hat.

Die Forelle besitzt nach ihm zum Vergleich mit den Harnkanälchen der Urniere geeignetere Verhältnisse. Das vordere Ende des primären Harnleiters umfasst nicht bloss die Somatopleura, sondern auch einen Teil der Splanchnopleura, folglich schnürt sich nicht das vordere Ende des Harnleiters von der Leibeshöhle ab, sondern ein Teil der Leibeshöhle mitsamt dem vorderen Gangende. Dieser sich abschnürende Teil der Leibeshöhle enthält den Glomerulus, der nach ihm als ursprünglich freier Glomerulus angelegt wird. Während also bei Rosenberg das gesamte System der Vorniere sich von der Leibeshöhle abschnürt, also nur eine Bildung der Somatopleura darstellt und während der Glomerulus sich erst in die Vorniere nach der Abschnürung einstülpt, also niemals frei gewesen sein kann, ist nach Goette die abgeschnürte Vorniere die ehemalige Vornierenfalte plus abgeschnürtem Teil der Leibeshöhle mit freiem Glomerulus. Diese Thatsachen sind für alle Homologisierungsversuche von grosser Bedeutung, ich komme später auf sie zurück.

Semper (75, pag. 444) kann die Darstellung Rosenbergs über die erste Anlage des primären Harnleiters (Vornierengang) für andere Fische vollständig bestätigen, fügt aber hinzu, dass aus diesen Thatsachen mit voller Gewissheit hervorgeht, dass dieser Gang mit der eigentlichen Niere nichts zu thun habe und er „muss nach allerdings flüchtiger Untersuchung glauben, dass der sogenannte Glomerulus der Vorniere als vorderste Nebenniere anzusehen, also den Axillarherzen der Plagiostomen gleichzustellen ist".

Fürbringer (78) schliesst sich auf Grund von Beobachtungen an allerdings älteren Embryonen von Alburnus lucidus und aus vergleichend anatomischen Gründen Goette an.

Nussbaum (78) (Material: Forelle) findet als erste Anlage des Vornierenglomerulus einen grossen einfachen Sack mit Blutkörperchen gefüllt und durch einen engen Hals mit der Aorta zusammenhängend.

H. E. Ziegler (82) bestätigt die Befunde Öllachers und Goettes und weicht nur in Einzelheiten von beiden Forschern ab. Im hinteren Rumpfteil, wo noch kein Spaltraum zwischen den Peritonealplatten vorhanden ist, erscheint auch die Falte der Somatopleura, welche den primären Harnleiter (Vornierengang) liefert, als geschlossene Falte, erhält aber sehr bald eine Höhlung. Der primäre Harnleiter mündet am vorderen Ende der sogenannten intermediären Zellmasse Öllachers (73) in die Leibeshöhle, hier hat sich das Parietalblatt (Ziegler bestimmt nicht, ob dorsales oder ventrales, auch seine Zeichnungen [Taf. IV, Fig. 1 u. 7] lassen keinen bestimmten Schluss zu) zu einer viel breiteren Falte eingestülpt als sonst; dies ist die Anlage der Vorniere. Diese breitere Falte lässt zwei Ausstülpungen erkennen, eine laterale, die Einmündung des primären Harnleiters in die Leibeshöhle und eine mediale, die durch eine breite Einfaltung der Splanchnopleura von der übrigen Leibeshöhle abgegrenzt wird, die Vornierenkammer. Diese Vornierenkammer, die aber nicht ein Teil der Leibeshöhle ist, wie das Goette will, sondern ein Teil der Vornierenfalte, wenn ich Ziegler recht verstehe, vergleicht Ziegler mit einer Bowmanschen Kapsel der Urniere.

C. K. Hoffmann (86) (Material: Lachs). Der primäre Harnleiter (Vornierengang) entsteht bei Knochenfischen als eine Ausstülpung der Somatopleura, die sich successive abschnürt und in einen Kanal verwandelt. Dies ist besonders an seinem vorderen Ende deutlich, nach hinten zu gleicht dagegen die Ausstülpung mehr einer soliden, als einer mit einer wirklichen Lichtung versehenen Falte. Das vordere Ende des primären Harnleiters schnürt sich auch nach Hoffmann nicht von der Leibeshöhle ab, sondern steht während einer kurzen Zeit des embryonalen Lebens durch eine verhältnismässig weite Öffnung mit der Leibeshöhle in freiem Zusammenhang. Hoffmann setzt diese Öffnung homolog dem Leibeshöhlentrichter des primä-

ren Harnleiters der Selachier. Diese Öffnung schliesst sich aber bei dem Lachs noch bevor der primäre Harnleiter zur vollständigen Anlage gekommen ist. Der Glomerulus der Vorniere entsteht aus einem ursprünglich unpaaren Zellhaufen gerade zu der Zeit, wo die Peritonealöffnung des Harnleiters sich schliesst. Der Glomerulus wird alsbald durch eine mediale Zwischenwand in eine rechte und linke Hälfte geteilt, jede Hälfte stülpt die mediale Wand des primären Harnleiters ein. Hoffmann hebt ausdrücklich hervor, dass der Glomerulus extra cavum peritonei liegt. Es ist deswegen ein bedeutender Unterschied zwischen dem Glomerulus der Amphibienvorniere, der innerhalb der Leibeshöhle angelegt wird, und dem Glomerulus der Teleostiervorniere.

M'Intosh and Prince (86/87) untersuchen eine ganze Reihe von Teleostierembryonen und bestätigen die Ansicht Ryders (82), dass die Entwickelung des Nierensystems gewaltig im Detail variiere. Während bei einzelnen Familien (Salmoniden, Hecht) die erste Anlage des primären Harnleiters (Vornierengang) in einer Faltenbildung der Somatopleura besteht, entsteht derselbe bei den Gadoiden und Pleuronectiden als ein solider Strang an der Aussenseite der sogenannten intermediären Zellmasse Öllachers. Allerdings auch hier zunächst in der Rumpfmitte, von da aus rasch nach vorn, langsam nach hinten wachsend, wo er schlecht abgegrenzt ist. Das Lumen entsteht aus diesem soliden Strang durch radiäre Umlagerung der Zellen.

Ryder (88) behauptet eine ektodermale Entstehung des primären Harnleiters.

Brook (87) (Material: Forelle) lässt den ganzen Gang kranial wie kaudal vom Ektoderm entstehen.

Henneguy (88, pag. 568 u. folgende) (Material: Forelle) beschreibt nichts Neues, er befindet sich in Übereinstimmung mit allen seinen Vorgängern Brook ausgenommen. Der Entstehungsort für den primären Harnleiter (Vornierengang) ist die Somato-

pleura an ihrer Übergangsstelle zur Splanchnopleura. Auffallenderweise spricht er nur von einer Entwickelung des Ganges von vorn nach hinten, das Wachstum des Ganges kranialwärts, wie es die meisten seiner Vorgänger angeben, scheint er nicht zu kennen.

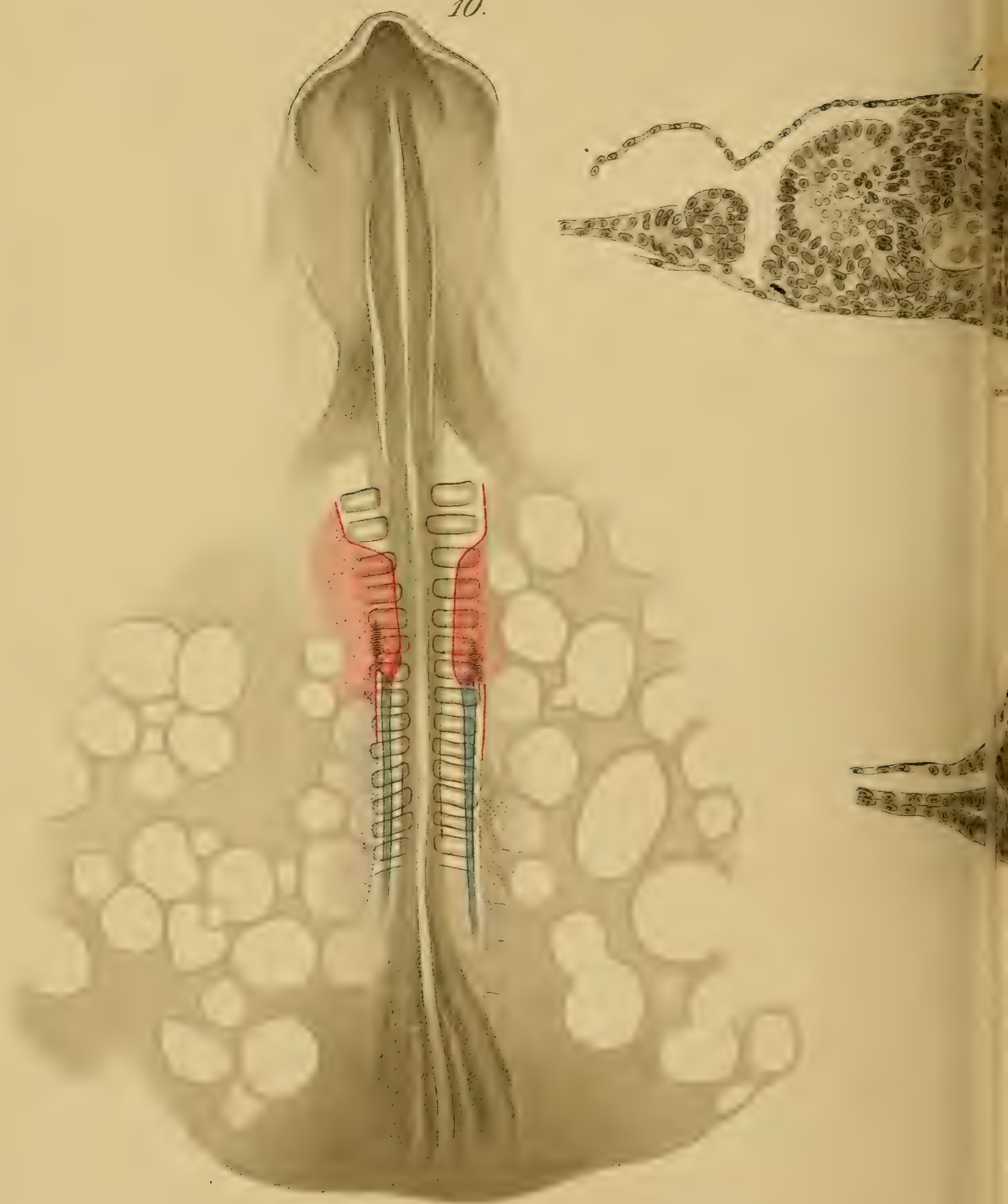
Wilson (91) (Material: Sea bass) unterscheidet bei seinem Objekt zwei verschiedene Entwickelungsarten des primären Harnleiters. Die kraniale Hälfte entwickelt sich als eine Falte, die kaudale Hälfte als solider Auswuchs. Die durch unvollständige Abschnürung der Falte entstandene Peritonealöffnung des Harnleiters am vorderen Ende scheint sich zu erhalten.

Sobotta (94a): Die erste Anlage des Exretionssystems tritt bei einem Embryo mit 30 Ursegmenten auf, dessen kurzer Schwanz frei über den Dotter ragte. Es legt sich zunächst der Anfangsteil des primären Harnleiters (Vornierengang) an, „dann folgt (!) zu gleicher (!) Zeit die Anlage der Vorniere“ und zwar der Vornierenkanälchen und Vornierenkammer auf dieselbe Weise. Die Anlage der Vorniere entsteht durch echte Divertikelbildungen der Leibeshöhle unmittelbar neben dem Darm im Bereich der vorderen Ursegmente. Der primäre Harnleiter dagegen entsteht durch eine Faltenbildung der Somatopleura, da wo diese an das Ursegment grenzt. Hier schnürt sich meist ein solider Zellknopf ab, der sich erst später höhlt. Später schnüren sich die Vornierendivertikel von der Leibeshöhle ab und verlieren jeden Zusammenhang mit derselben, die so entstandenen Kanäle schlängeln sich, die mehr lateral gelegenen stellen engere Schläuche dar und liefern die eigentlichen Vornierenkanälchen, die medialen erweitern sich bereits etwas und berühren sich fast in der Mittellinie. Aus ihnen bilden sich später die Vornierenkammern. In das Septum zwischen beiden Vornierenkammern wächst später ein unpaarer Gefässknäuel von der Aorta aus hinein und bildet den Glomerulus.

Sobotta (94b) lässt eine stillschweigende Korrektur seiner

ersten Ansicht eintreten, indem er die Vorniere der Forelle aus einem Divertikel der Leibeshöhle in der Gegend des 5. und 6. eigentlichen Ursegmentes entstehen lässt. Das Divertikel liegt anfangs seitlich und dorsal, später genau dorsal vom Darm. Das Divertikel bildet sich erst nach vollendeter Umwachsung des Dotters, später als der primäre Harnleiter (Vornierengang). Das Vornierendivertikel schliesst sich langsam von der Leibeshöhle ab, sein vorderes blindes Ende liegt am vorderen Ende des 5. Ursegmentes. Zur Zeit des ersten Herzschlages nimmt das Vornierendivertikel auf dem Querschnitt die Gestalt einer flachen Schüssel an. Dadurch wird eine Teilung des ursprünglich einfachen Raumes in zwei Abschnitte eingeleitet: in einen medialen, die spätere Vornierenkammer, und einen lateralen, der die unmittelbare Fortsetzung des primären Harnleiters darstellt und zum secernierenden Kanalabschnitt wird.

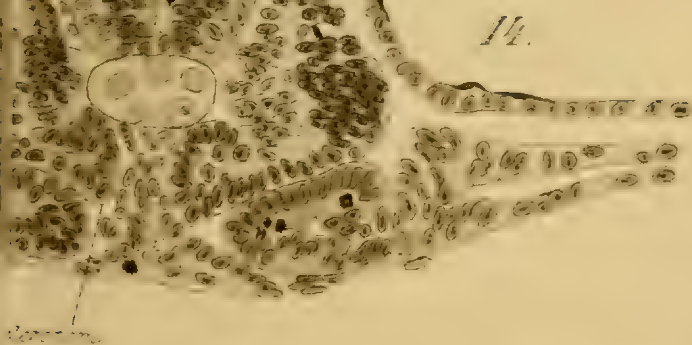
Wir haben oben die Bedingungen aufgestellt, unter denen ein bestimmter Abschnitt des Exkretionssystems als Vorniere bezeichnet werden darf. Sämtliche Arbeiten mit Ausnahme der beiden von Sobotta und der Arbeit Wilsons sind vor Beginn der Rückertschen Periode erschienen. Aus allen Arbeiten geht mit voller Übereinstimmung hervor, dass das Vornierenkanälchen nicht vor dem primären Harnleiter, sondern höchstens gleichzeitig mit ihm entsteht, die meisten Autoren lassen es sogar erst nach der Bildung des primären Harnleiters erscheinen. Halten wir an den Bedingungen für die Bestimmung einer Vorniere fest, so müssen wir alles, was bei Teleostiern als Vorniere beschrieben ist, streichen. Keine der sogen. Vornieren ist eine Vorniere, eine solche ist bis zur Stunde bei Teleostiern nicht nachgewiesen. Allerdings geht aus dem frühzeitig isolierten Auftreten der sogenannten Vorniere, aus ihrer räumlichen Trennung von der bei weitem später erscheinenden bleibenden Niere mit ziemlicher Bestimmtheit hervor, dass sie einen besonderen Abschnitt des Exkretionssystems darstellt, der



Felix del. C. Krapf lith.









Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

mit der Urniere nichts zu thun hat. Wir können aber immer nur annehmen, dass in diesem Organ irgendwo die Vorniere verborgen sein muss, weiter können wir nicht gehen. Ich bedauere deshalb, dass Rückert (92) die Teleostiervorniere als solche angenommen hat, denn er hilft durch diese Annahme nur der herrschenden Unklarheit auf diesem Gebiete aufs neue in die Höhe. Anerkennt er die bisher beschriebene Teleostiervorniere als solche, so nimmt er sich selbst die Möglichkeit, eine allgemein gültige Definition der Vorniere aufzustellen und der auf diesem Gebiet nicht eingearbeitete Leser weiss zum Schlusse nicht, was denn nun eigentlich Vorniere ist und was nicht. Es sind ja gewaltige Schwierigkeiten, die sich auf diesem Gebiete einem zusammenfassenden Referate entgegenstellen, ich erkenne ferner an, dass man bei den Abschnitten Urniere und Nachniere, wo grosse Fragen noch der Erledigung harren, äusserst vorsichtig und konservativ vorzugehen hat; das ist aber bei der Vorniere nicht mehr der Fall, hier ist die Sache soweit abgeklärt, dass in allen Punkten die Autoren übereinstimmen und der Referent ohne Gewissensbisse einen etwas schärferen Besen zur Hand nehmen darf. Rückerts Referat bildet die Grundlage für alle die, welche sich heute mit der Entwickelung des Exkretionssystems beschäftigen und da sollten alle Ergebnisse, die unserer heutigen Anschauung nach irrige sind, nur noch im historischen Interesse, nicht aber als noch zu Recht bestehende Thatsachen aufgeführt werden.

Eigene Untersuchung.

Die erste Anlage der Vorniere findet sich bei einem Forellenembryo von 26 Tagen (bei einer Entwickelungsdauer von 104 Tagen der übrigen Eier des gleichen Muttertieres). Ich bezeichne denselben als Embryo 1. Der Embryo war auffallend klein und mass nach der Alkoholhärtung 2,7 mm, über den Umwachsungs-

rand kann ich keine bestimmten Aussagen machen, da er auf der Skizze nicht mit angegeben wurde. Der Blastoporus war aber noch weit offen. Wenn Sobotta (94a) das erste Auftreten des Exkretionssystems bei einem Embryo findet, dessen kurzer Schwanz frei über den Dotter ragte, so liegt das daran, dass Sobotta wie alle seine Vorgänger niemals die Anlage des Exkretionssystems untersucht hat, er wie alle anderen haben sekundäre Veränderungen der längst ausgebildeten Vorniere mit der ersten Anlage verwechselt. Embryo 1 liegt noch vollständig auf dem Dotter auf. Der Kopf ist kaum merklich gekrümmt. Das Ektoderm ist zweischichtig und besteht aus einer äusseren Lage von ganz platten Zellen mit fast stäbchenförmigem Kern und einer inneren Lage von polygonalen mit rundem Kern versehenen Zellen. Die Augenblasen sind durch breite Stiele mit der Seitenfläche des Medullarrohres in Verbindung. Das Gehörbläschen entwickelt sich aus einer Ektodermplatte, die, schmaler wie die Kopfplatten des Mesoderms, das Niveau des lateralen Randes derselben nicht erreicht. Diese Ektodermplatte verschwindet kranialwärts allmählich, lässt sich aber noch an ihrem lateralen Rande deutlich mit einem Ektodermzapfen in Zusammenhang sehen, der in schräger Richtung (ventromedialwärts) gegen den Dotter vordringt. Dieser Ektodermzapfen scheidet gleichsam, indem er zwischen der Bauchseite des Embryo und Dotter vorwächst und mit dem gleichen Zapfen der anderen Seite verschmilzt, die Embryonalanlage vom Dotter. Später bildet sich in diesem Zapfen ein Hohlraum aus, der mit der Aussenwelt kommuniziert, damit ist der solide Zapfen des Ektoderms in zwei Blätter getrennt, Kopfektoderm und Dotterektoderm, und der Kopf des Embryo frei geworden. Diese eigentümliche Ausgrabung des Embryo wiederholt sich stets an der Grenze zwischen dem sich abhebenden Kopf und dem dem Dotter aufliegenden Rumpf. Kaudalwärts setzt sich die genannte Ektodermplatte, auf dem Querschnitt allmählich

zum schmalen Zapfen werdend, entsprechend der Rinne des Mesoderms zwischen dem Ursegment und den Seitenplatten fort bis zum 6. Ursegment, allerdings mit Unterbrechungen, die ziemlich regelmässig segmental auftreten (siehe Fig. 1 u. 2). Die Bilder, die man auf Querschnitten von diesem Ektodermzapfen erhält, gleichen fast vollständig den Ektodermzapfen, wie ich sie seinerzeit (91) im Ektoderm des Hühnchens gegenüber der Vornierenanlage beschrieben habe. Ich komme auf diese Verhältnisse bei Besprechung der Ektodermverbindung der Vorniere zurück. Nur der mediale Teil dieser Ektodermplatte liefert die Anlage des Gehörbläschens, ich trenne deshalb von dieser Ektodermplatte des Kopfes die Gehörplatte (vergl. Rabl (90) pg. 238). Der laterale Teil verbindet sich später mit den ihm entgegenwachsenden Kiementaschen. Die Anlage des Gehörbläschens ist solid, die Verdickung entsteht durch Verlängerung der Zellen der tiefen Schicht des Ektoderms, nur an der Stelle der grössten Wölbung lässt sich neben diesen langen Randzellen ein centraler Kern, aus kleinen polygonalen Zellen mit rundem Kern bestehend, nachweisen. Über die Anlage des Gehörbläschens zieht die äussere Zellschicht des Ektoderms, ohne sich irgendwie an seinem Aufbau zu beteiligen, hinweg.

Im Bereiche des Vorderdarmes beginnt das Entoderm sich seitlich etwas umzubiegen, vom Schluss zum Rohre ist es noch weit entfernt, trotzdem sind bereits zwei Kiementaschen in der Anlage begriffen, die so weit in die Höhe kommen, dass sie das Kopfmesoderm spalten, das Ektoderm aber noch nicht erreichen. Unmittelbar hinter dem Gehörbläschen ist das Entoderm wieder flach auf dem Dotter ausgebreitet.

Das Mesoderm zeigt 11 Ursegmentpaare, die bereits von den Seitenplatten abgegrenzt sind. Diese frühzeitige vollständige Abtrennung der Ursegmente ist charakteristisch für die Salmoniden und bedingt eine ganze Reihe von Besonderheiten bei der Bildung derjenigen Organe, die bei anderen Vertebraten zu einer

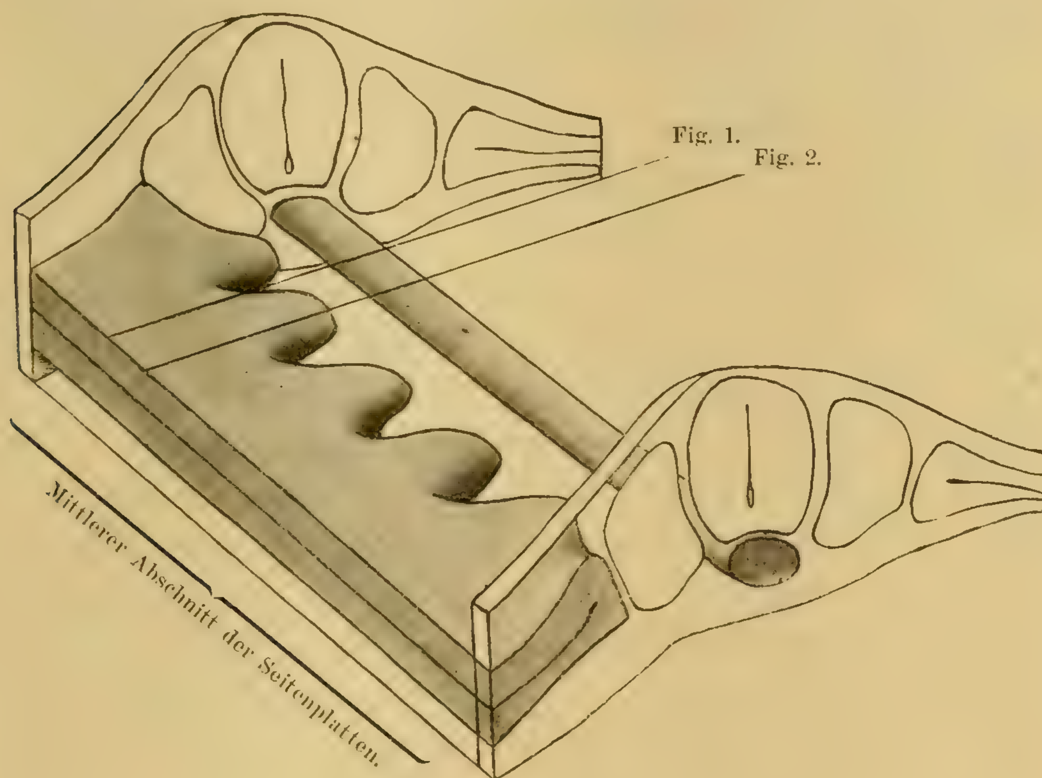
Zeit angelegt werden, in welcher Ursegment und Seitenplatten durch die sogenannte intermediäre Zellmasse (Nephrotom Rückerts [88a]) noch lange in Verbindung stehen. Nur im Bereich des Kopfmesoderms unmittelbar vor dem ersten Ursegment und im Bereich der beiden ersten Ursegmente besteht eine Verbindung zwischen Seitenplatten und Ursegment resp. zwischen den denselben entsprechenden Gebilden. Hier kommt es zur Ausbildung eines typischen schmäleren Verbindungskanales zwischen den beiden Teilen, der aber niemals etwas mit der Anlage der Exkretionssystems zu thun hat. Die Ursegmente stellen Würfel mit abgerundeten Kanten dar, sie besitzen eine Rindenschicht aus radiär gestellten, mit grossen ovalen Kernen versehenen Zellen und einen centralen Kern, von polygonalen Zellen gebildet (Fig. 1), eine Ursegmenthöhle ist nicht vorhanden. Die Seitenplatten sind nur im Bereiche des Kopfmesoderms durch eine Höhle getrennt, im Bereich der Ursegmente sind sie solid, bestehen aber aus zwei deutlich getrennten Lagen, welche lateralwärts allmählich in eine übergehen, um dann zugespitzt zu endigen (Fig. 1).

Wer diese Serie nach Bildern durchsucht, wie man sie bei der ersten Anlage des Exkretionssystems anderer Vertebraten findet, wird nichts entdecken, was nur irgendwie sich mit der Anlage einer Vorniere vergleichen liesse. Ich habe lange Zeit vergeblich nach einer Vorniere gesucht und erst unter Zuhülfenahme der Rekonstruktion ist mir der Nachweis derselben gelungen. Ich gehe deshalb bei der Beschreibung der ersten Anlage der Vorniere von einem Modell aus und werde erst dann die nötigen Querschnittsbilder besprechen.

Das Modell giebt nur die Seitenplatten und die Chorda wieder. Durch die vorn und hinten als Begrenzung gezeichneten Querschnitte hoffe ich eine schnelle Orientierung zu ermöglichen. Die Strecke zwischen den beiden Querschnitten entspricht dem Bereiche des 3.—7. Ursegmentes. Die Zeichnung ist insofern schematisiert, als die einzelnen Ausbuchtungen der Seitenplatten,

die in der Ansicht halb von hinten, halb von der Seite dicht aufeinander gefolgt wären, weiter auseinander gezeichnet wurden.

Am Modell springen sofort fünf Zapfen in die Augen, welche die Seitenplatten direkt einwärts gegen die Chorda absenden. Die Zapfen stellen kegelförmige Gebilde dar, deren Basis den Seitenplatten an der Stelle, wo dieselben sonst an das Ursegment angrenzen würden, breit aufsitzt, deren Spitze medianwärts gegen



Textfigur 1.

Figurenerklärung: Forelle vom 26. Tag. Modell der Seitenplatten. Man sieht von den Seitenplatten 5 Zapfen gebildet, welche rudimentären Vornierenkanälchen entsprechen. Die beiden Striche geben an, wo die Querschnitte der Figuren 1 und 2 (Tafel XXI/XXII) durch den Embryo gelegt sind.

die Ursegmente gerichtet ist. Jeder Zapfen beginnt allmählich im Bereich der kaudalen Hälfte eines Ursegmentes, erreicht seine grösste Höhe am kaudalen Ende desselben und verschwindet wieder bis zum Beginne des folgenden Ursegmentes. Der erste Zapfen entspricht der kaudalen Hälfte des dritten Ursegmentes,

der zweite der des vierten u. s. w., der fünfte Zapfen der kaudalen Hälfte des siebten Ursegmentes. Es liegen also die Zapfen streng segmental angeordnet. Suchen wir jetzt diese Zapfen auf dem Querschnitt! Die Striche im Modell mit Fig. 1 und Fig. 2 bezeichnet, zeigen, welchen Stellen des Modelles die Querschnitte beider Figuren entsprechen. Der Schnitt der Fig. 1 geht durch das vierte Ursegment ganz nahe der Mitte desselben, der Schnitt der Fig. 2 geht links durch die kaudale Wand des vierten Ursegmentes, rechts durch den Raum zwischen dem vierten und fünften Ursegment. In beiden Figuren ist durch den senkrechten Strich unter der Mitte der Chorda die Medianebene des Embryo angedeutet, von diesem Strich aus ist unter dem Entoderm ein Massstab eingezeichnet, der es möglich machen soll, in beiden Figuren, die bei derselben Vergrösserung gezeichnet sind, die jeweilige Entfernung der medialen Grenze der Seitenplatten von der Medianebene genau zu bestimmen. In Fig. 1 beträgt diese Entfernung von der Medianebene 26,5 mm, in der Fig. 2 die gleiche Entfernung 20 mm. Der Schnitt der Fig. 2 liegt vier Schnitte (Schnittdicke = 10 Mikra) hinter dem der Fig. 1. Wir haben es also in der Fig. 2 mit einer verhältnismässig bedeutenden Vorbuchtung der Seitenplatten gegen das Ursegment und zwar, wie das ja die Fig. 2 ganz deutlich zeigt, mehr gegen die ventrale Hälfte desselben zu thun. Verfolgt man in Fig. 1 von aussen her die Seitenplatten gegen die Medianebene zu, sieht man wie sowohl Somato- als Splanchnopleura allmählich an Höhe zunehmen. Diese Höhenzunahme beruht zum allergeringsten Teil auf einer Verdoppelung der bis dahin einfachen Zellenlage, sondern vielleicht ausschliesslich auf einem Längenwachstum der Zellen. Die doppelte Kernreihe, wie sie die Fig. 1 zeigt, kommt auf Rechnung der verschiedenen Lage der Kerne in den einzelnen Zellen, in dem dieselben alternierend bald nach innen, bald nach aussen liegen. Die Fig. 1 ist so genau wie möglich nach dem Original gezeichnet und man kann

sich an verschiedenen Stellen von der Ausdehnung der einzelnen Zellen vom Grenzstrich zwischen den beiden Seitenplatten bis zur Aussengrenze des betreffenden Blattes überzeugen. Im ganzen Bereiche der Seitenplatten der Fig. 1 liegen die Kerne vollständig regelmässig. Anders gestalten sich diese Verhältnisse in der Fig. 2. Hier kann man (man betrachte die linke Seite der Figur) an den Seitenplatten, statt wie bisher 2, 3 Blätter unterscheiden, indem sich an der medialen Seite zwischen Somato- und Splanchnopleura eine Mittelplatte (Remak) abgrenzen lässt. Diese Mittelplatte bildet eine in sich geschlossene Masse mit unregelmässig gestellten rundlichen Kernen; die beiden Lamellen der Seitenplatten umfassen dieselbe von aussen zur Hälfte wie eine Schale den Kern. Beide Lamellen besitzen an dieser Stelle lange gebogene Zellen, welche sich um die Aussenwand dieser Masse herumlegen. Diese Masse stellt den Querschnitt eines Zapfens der Textfigur 1 dar. Kaudalwärts grenzt sich der Querschnitt des Zapfens deutlicher gegen die Seitenplatten ab, wie das die rechte Seite der Fig. 2 zeigt, der Schnitt hat eben noch den hintersten Teil des Zapfens getroffen. Diese Abgrenzung ist keineswegs immer vorhanden und ist die einzige nachweisbare Spur einer Ablösung der hinteren Hälfte des Zapfens von seinem Mutterboden. Diese eben beschriebenen Verhältnisse sind die einzigen Merkmale, die man an Querschnitten von dem ersten Auftreten der Vornierenanlage erhält. Auf keinem Querschnitt durch einen der Zapfen setzt sich derselbe deutlicher, als es eben für die Fig. 2 beschrieben wurde, von den Seitenplatten ab. Es ist daher begreiflich, dass diese Dinge bislang vollständig übersehen wurden. Einmal aber an diese Bilder gewöhnt, wird man sie in den entsprechenden Körpersegmenten immer wieder auffinden. Endlich muss noch ausdrücklich hervorgehoben werden, dass eine Trennung des Zapfenquerschnittes in zwei Lagen entsprechend der Somato- und Splanchnopleura anfangs gewöhnlich nicht zu machen ist. Die Grenzlinie zwischen den beiden

Blättern hört zumeist an der Basis des Zapfens auf. Es ist deshalb zu Beginn der Entwickelung nicht festzustellen, von welchem Blatte der Seitenplatten die Entwickelung des Zapfens ausgeht. Eine sichere Entscheidung ist erst an Serien von älteren Embryonen zu treffen. Ich will aber gleich an dieser Stelle einfügen, dass an der Bildung des Zapfens beide Blätter des Mesoderms, Somato- und Splanchnopleura ihren Anteil nehmen. Wir haben es also in dieser Serie mit einer Reihe von fünf zitzenförmigen Vorstülpungen der Seitenplatten zu thun, die in streng segmentaler Anordnung im Bereich des dritten bis mit siebten Ursegmentes liegen. Ich betrachte eine jede dieser fünf Vorstülpungen als ein rudimentäres Vornierenkanälchen Die Berechtigung dieser Auffassung ergiebt sich aus der weiteren Entwickelung derselben. Von wirklichen Kanälchen kann natürlich bei keiner der fünf Vorbuchtungen die Rede sein. Noch ist das ganze Mesoderm des Rumpfes ohne Spaltraum, die Zapfen sind stets völlig solid. Es ist aber für uns vollkommen gleichgültig, ob ein Organ von Anfang an als hohle Ausstülpung angelegt wird oder ob dasselbe sein Lumen erst im Laufe der weiteren Entwickelung erwirbt. Es besteht somit die erste Anlage der Vorniere der Forelle aus fünf rudimentären Vornierenkanälchen im Bereiche des 3.—7. Ursegmentes. Ein jedes dieser fünf Kanälchen beginnt in der hinteren Hälfte des Ursegmentes und ist medianwärts gegen das Ursegment gerichtet. Von einer Verbindung dieser einzelnen Kanälchen mit dem Ektoderm kann unter den gegebenen Verhältnissen keine Rede sein. Die Ektodermverbindung der Vornierenkanälchen wurde zuerst von Rückert (88a) für die Selachier behauptet, von C. K. Hoffmann (89) für Reptilien und von mir (91) für die Vögel bestätigt. Die Behauptung Rückerts wurde von van Wijhe (89) für die Selachier bekämpft und ist neuerdings von keinem anderen Autor wieder bestätigt worden. Die Abbildungen C. K. Hoffmanns sind sehr stark schematisiert, seine Angaben, wie ich weiter unten

ausführen werde, nicht unbedingt zuverlässig. So bleibt als einzige Bestätigung mein Befund beim Hühnchen, da bei keinem anderen Vertebraten irgend ein Anteil des Ektoderms an dem Aufbau der Vorniere nachzuweisen war. Ich stehe heute nicht mehr auf dem damals eingenommenen Standpunkt, gerade die bei dieser Forellenserie beschriebenen Ektodermverdickungen, die segmental auftreten, lassen die Deutung zu, dass die Ektodermverdickungen des Hühnchens nichts mit der Vorniere zu thun haben, ebensowenig wie die Verdickungen des Ektoderms bei der Forelle. Ich schloss damals aus der Einkeilung des Ektodermwulstes in die Vornierenanlage, dass eine Beteiligung desselben ausser allem Zweifel sei. Muss ich aber heute zugeben, dass die Ektodermverdickung beim Hühnchen ein zufälliger Nebenbefund sein kann, so wird aus dem gleichen Grunde die Beteiligung des Ektoderms an dem Aufbau der Vorniere zweifelhaft. Dass sich zwei gegeneinander vorwachsende Auswüchse bei der weichen, leicht beweglichen Beschaffenheit des Aufbaumateriales und bei dem geringen vorhandenen Platz in einander keilen, ist leicht zu verstehen. Es lässt sich also die beim Hühnchen nicht zu bestreitende Thatsache der Verbindung nicht unbedingt in dem Sinne einer Beteiligung des Ektoderms an dem Aufbau der Vorniere verwerten.

Vergleichen wir die eben beschriebenen Vornierenkanälchen der Forelle mit den gleichen Gebilden anderer Vertebraten, so müssen wir neben vielen übereinstimmenden Punkten eine beträchtliche Differenz feststellen. Bei Selachiern, Amphibien, Reptilien und Vögeln beteiligt sich nur die Somatopleura an dem Aufbau des Vornierenkanälchens, während bei den Salmoniden die Splanchnopleura den gleichen Anteil nimmt. Wohl kommt auch bei den genannten Vertebraten die Splanchnopleura mit in Frage, aber immer nur bei der Bildung des epithelialen Überzuges des sogenannten freien oder äusseren Glomerulus. Ein zweiter Differenzpunkt liegt in dem Ausgangsort der Vor-

nierenkanälchenbildung. Bei den bereits genannten Vertebraten geht das Vornierenkanälchen von einer ganz bestimmten Stelle aus, der etwas verschmälerten segmentierenden Verbindung zwischen Ursegment und Seitenplatten der sogenannten intermediären Zellmasse (Nephrotom Rückerts), nur van Wijhe (89) lässt bei Selachiern die Vornierenkanälchen von den eigentlichen Seitenplatten abstammen. Bei der Forelle existiert keine verschmälerte Verbindungsbrücke zwischen Seitenplatten und Ursegment. Beide haben sich vor der Bildung der Vornierenkanälchen von einander gelöst ohne die Bildung eines solchen Zwischenstückes. Nur in den vorderen Abschnitten des Embryo, im Bereich der hinteren Abschnitte des Kopfmesoderms und in den beiden ersten Rumpfsegmenten kommt es zur Ausbildung einer intermediären Zellmasse. Die Bildung des Vornierenkanälchens geht bei der Forelle von den unsegmentierten Seitenplatten aus. Diese frühzeitige Trennung von Ursegment und Seitenplatte bedingt meines Erachtens die abweichende Bildung der Vornierenkanälchen bei der Forelle. Wir werden eine ähnliche Beobachtung bei der Anlage des Sklerotoms und bei der Anlage der Urnierenkanälchen der Forelle zu erwähnen haben und auch diese abweichende Bildung auf die frühzeitige vollständige Loslösung des Ursegmentes zurückführen. Ich komme bei der Besprechung der betreffenden Entwickelung auf diesen Punkt zurück und möchte hier nur betonen, dass wir es mit einer durch mechanische Verhältnisse beeinflussten Abänderung der phylogenetischen Grundform zu thun haben, wie denn überhaupt sehr viele Formenänderungen innerhalb des Exkretionssystems auf mechanische Ursachen zurückzuführen sind.

Bei der Untersuchung der Vorniere des Hühnchens glaubte ich (91) in der sogenannten intermediären Zellenmasse (Nephrotom Rückerts) den Vorläufer der Exkretionsorgane zu erblicken, konnte ich doch nachweisen, dass dieselbe bei einem Hühnerembryo mit 18—20 Ursegmentpaaren nur in denjenigen Segmenten

vorhanden ist, die später zur Entwickelung des Exkretionssystems in Beziehung treten. Bei der Forelle ist gerade das Umgekehrte der Fall, das Nephrotom lässt sich nur in den Körpersegmenten auffinden, die niemals etwas mit der Entwickelung des Exkretionssystems zu thun haben. Beide Erscheinungen können also nicht in ursächlichen Zusammenhang gebracht werden. In seinem Referate stellt Rückert (92) meine Beobachtung beim Hühnchen mit einer gleichzeitigen Beobachtung Kollmanns (91) zusammen, der gleichfalls die intermediäre Zellmasse der Amnioten segmentiert findet und sieht dadurch die Möglichkeit eröffnet, auch für die Amnioten seinen Begriff des Nephrotoms einzuführen, dessen allgemeine Gültigkeit damit für sämtliche Vertebraten gegeben wäre. Durch die Verhältnisse bei der Forelle wird zunächst die allgemeine Gültigkeit des Nephrotoms aufgehoben. Ich habe aber noch weitere Bedenken gegen die Einführung dieses Namens. Das Nephrotom liefert nach Sedgwick (80), van Wijhe (88, 89), Rückert (88 a) das Zellenmaterial für die Urnierenkanälchen. Dieser Behauptung steht eine wichtige Angabe Zieglers (88) gegenüber. Ziegler schreibt (pag. 385): „der Kanal, welcher von der Leibeshöhle zu der Höhle des Myotoms führt und welcher dem unteren Teile des Segmentes entspricht, soll ein Urnierenkanälchen liefern. Auch von der Splanchnopleura dieses Kanales entwickelt sich reichliches Mesenchymgewebe; jedoch findet ein derartiger Prozess an diesen Teilen nicht allein an der medialen Seite, sondern auch an der vorderen und hinteren Seite statt, sodass nur das äussere Blatt seinen epithelialen Charakter durchweg bewahrt." Ich habe Ähnliches bei der Entwickelung der Urnierenkanälchen des Hühnchens gesehen, von dem sogenannten Nephrotom Rückerts bleibt bei dem Hühnchen nur der Teil bestehen, welcher der Somatopleura entspricht und auch dieser nicht einmal ganz, später ballt sich dann dieser Rest des Nephrotoms zusammen und erhält ein Lumen und liefert das Urnierenkanälchen. Auch Rückert (92, pag. 678) bemerkt in

seinem Referat, dass beim Auswachsen des Urnierenkanälchens vorzugsweise die Somatopleura des Nephrotoms beteiligt ist, während der viscerale Teil infolge der austretenden Sklerotomelemente stark ramifiziert erscheint. Alle diese Beobachtungen zeigen doch auf das deutlichste, dass mit dem Namen Nephrotom Teile des Mesoderms zusammengefasst werden, die in gar keiner näheren Beziehung zum Nierensystem stehen. So sehr es zu begrüssen ist, ein Schlagwort zur Verfügung zu haben, um bei der Beschreibung kurz und eindeutig sein zu können, so stehen doch einstweilen solche Bedenken gegen den Begriff „Nephrotom", dass ich mich zu seiner Annahme nicht entschliessen kann, zumal es mir noch nicht sicher ist, ob auch die ganze dorsale Wand der intermediären Zellmasse des Hühnchens in der Anlage des Urnierenkanälchens aufgeht. Wir müssen über diese Frage noch weitere Untersuchungen abwarten, bis dahin begnüge ich mich mit dem Ausdruck „intermediäre Zellmasse" oder Verbindungskanal zwischen Ursegment und Seitenplatten, da wo man nicht gut von intermediärer Zellmasse sprechen kann; beide Ausdrücke präjudizieren nichts und ihr Gebrauch wird wohl — trotz Rückerts gegenteiliger Behauptung — dem Verständnis der Entwickelung des Exkretionssystems nicht hinderlich sein.

Der Nachweis von fünf Vornierenkanälchen bei der Forelle ändert unsere Auffassung der Teleostiervorniere von Grund aus. Bei den übrigen Teleostiern ist eine ähnliche Bildung von keinem Autor beschrieben worden, sodass ich, um meine Angaben zu stützen, auf die Ganoiden zurückgreifen muss. Zwar wird von Balfour und Parker (82) bei Lepidosteus nur ein Vornierenkanälchen beschrieben, in Entwickelung, Bau und Lage dem bisher bekannten Vornierenkanälchen der Teleostier vollkommen gleich und gerade deswegen wahrscheinlich ebenso wenig Vornierenkanälchen wie dieses, dagegen spricht Beard (89) allerdings nur in einer kurzen Mitteilung ohne Abbildungen von

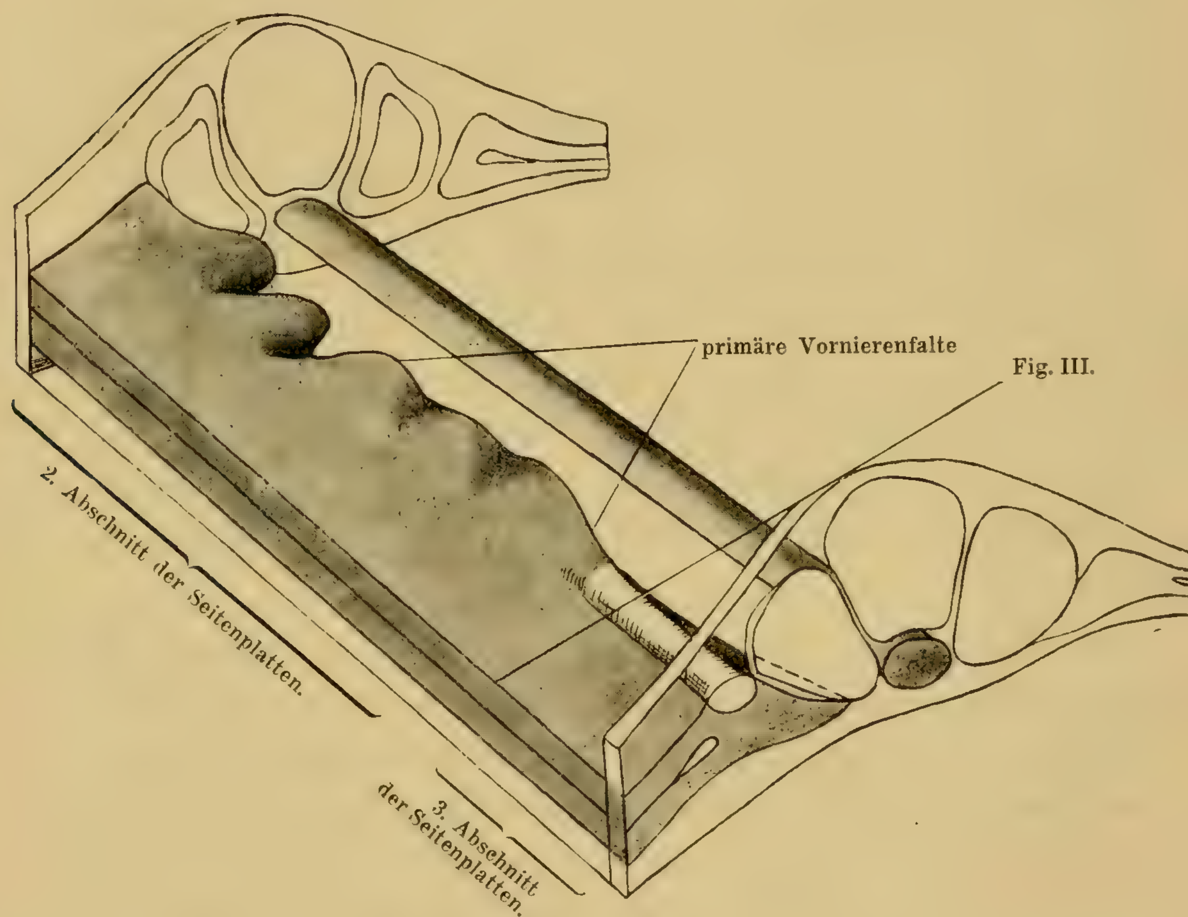
einer soliden Anlage der Vorniere des Lepidosteus über 5—6 Ursegmente (4.—8. resp. 9.). Von Segmentierung des Vornierenwulstes spricht er nicht, dagegen erwähnt er, dass die Vorniere im Bereiche des 4.—6. Ursegmentes atrophiert, im hinteren Abschnitt dagegen drei Nephrostome entwickelt, von denen das hinterste zurückgebildet wird. Die ausgebildete Vorniere besitzt dann nur zwei Vornierenkanälchen jederseits. Die Vorniere der Forelle liesse sich also mit Leichtigkeit von der des Lepidosteus, wie sie Beard beschreibt, ableiten. Der einzige Unterschied zwischen beiden bestünde darin, dass bei dem Lepidosteus die Ursegmente sich nicht frühzeitig von den Seitenplatten trennen und infolgedessen eine intermediäre Zellmasse vorhanden ist, deren Somatopleura die Vornierenanlage liefert. Ich hoffe in kürzester Frist über Ganoidenmaterial verfügen zu können, um die Angaben Beards, die eine vollständige Bestätigung der Forellenverhältnisse bringen, nachprüfen zu können.

Bereits mit dem Auftreten des 12. Ursegmentes ändert die Vorniere ihren Charakter. Embryo II ist in seiner sonstigen Entwickelung kaum gegenüber Embryo I vorgeschritten. Ich gebe von diesem Embryo nur die Rekonstruktionsfigur (Textfig. 2). Dieselbe ist bei derselben Vergrösserung wie die Rekonstruktion der Textfigur 1 gezeichnet. Auch dieses Modell ist im gleichen Sinne wie das vorhergehende schematisiert, ausserdem ist es im Spiegelbild wiedergegeben, um einen besseren Vergleich der beiden Vornierenstadien zu ermöglichen.

Von den fünf Zapfen der Seitenplatten sind nur noch die beiden ersten in ihrer ursprünglichen Form erhalten, der 3., 4. und 5. sind zu einem gemeinsamen Wulste zusammengeflossen, der durch zwei Einsattelungen noch die Zusammensetzung aus drei Teilstücken erkennen lässt.

Untersuchen wir die verschmolzenen und unverschmolzenen

Vornierenkanälchen auf dem Querschnitt, so haben wir dieselben Bilder wie in Fig. 2, nur dass jetzt die Beteiligung beider Blätter an dem Aufbau der Kanälchen deutlicher geworden ist. Ein Lumen ist weder im Bereich der Seitenplatten, noch im Bereich



Textfigur 2.

Figurenerklärung: Forelle vom 19. Tag nach der Befruchtung. Die Bildung der primären Vornierenfalte durch Zusammenfluss der rudimentären Vornierenkanälchen eingeleitet. Erste Andeutung des primären Harnleiters (weiss).

der Kanälchen selbst nachzuweisen. Irgendwelche Abgrenzung der Seitenplatten von den Kanälchen durch Einsattelung oder durch veränderte Stellung der Kerne ist auch jetzt nicht zu erkennen. Wir haben es also mit einer Verstreichung von Vor-

nierenkanälchen zu thun, die eintritt vor Anlage des Cöloms und vor Aushöhlung der Kanälchen. Das Stadium der Vorniere der übrigen Vertebraten, in welchem die blinden Enden der Vornierenkanälchen untereinander zur Bildung des Sammelrohres verschmelzen, habe ich nicht gefunden; es wäre denkbar, dass ein solches vorhanden ist. Die Stadien der Vornierenentwickelung laufen bei der Forelle mit solcher Schnelligkeit ab, dass selbst ein reiches Serienmaterial noch Beobachtungslücken ergeben wird. Bei Besprechung der Fig. 2 (rechte Seite) habe ich die schärfere Abgrenzung des kaudalen Abschnittes des Vornierenzapfens gegen die Seitenplatten erwähnt, das ist die einzige Thatsache, die für eine Abschnürung der rudimentären Vornierenkanälchen spricht und die eben die Möglichkeit offen lässt, dass die Vorniere der Salmoniden dasselbe Stadium wie die Vornieren der anderen Vertebraten durchläuft. Ich bezeichne die zusammengeflossenen Vornierenkanälchen als primäre Vornierenfalte, wenn auch das Lumen in derselben erst später eintritt. Diese primäre Vornierenfalte enthält also nicht nur das Zellenmaterial der ehemaligen Vornierenkanälchen des 5. bis 7. Ursegmentes, sondern auch das des vordersten Abschnittes des primären Harnleiters (des Sammelrohres). Dass erstes und zweites Vornierenkanälchen noch nicht mit den übrigen verschmolzen sind, bietet nichts Auffallendes, wird doch bei Verstreichung der Vornierenkanälchen der Selachier zur Bildung der Vornierenfalte Ähnliches berichtet.

Neben der Bildung der primären Vornierenfalte bietet dieser Embryo II noch einen zweiten wichtigen Fortschritt, die erste Anlage des primären Harnleiters. Wir werden später sehen, dass kopfwärts von dieser ersten Anlage noch zwei weitere auftreten, ich bezeichne deshalb die hier in Frage stehende als Anlage des kaudalen Abschnittes des primären Harnleiters. Um dieselbe richtig zu verstehen, müssen wir zunächst die Seitenplatten als Ganzes betrachten. Vom 8. Ursegment ab

schieben sich dieselben unter dem Ursegment bis zur Chorda vor. Dieses Vorschieben beginnt ganz allmählich im 8. und 9. Ursegment und erreicht erst im 10. sein Maximum, von da ab bleibt es auf gleicher Entwickelungsstufe bis zur Stelle, wo Ursegment und Seitenplatten verschmelzen. Ich habe in Fig. 3, Tafel XXI/XXII einen Querschnitt durch das 8. Segment wiedergegeben, also durch die Stelle, an welcher das Vorschieben der Seitenplatten eben beginnt. Vergleicht man den Querschnitt Fig. 3 mit dem Querschnitt Fig. 1, so sieht man deutlich, welche Teile der Seitenplatten sich an dem Wachstum gegen die Chorda beteiligen. Bezeichne ich die beiden Ecken, mit welchen in der Fig. 1 die Seitenplatten an das Ursegment anstossen, als dorsale und ventrale Ecke, die Strecke zwischen ihnen als Mittelplatte, so sieht man, dass das Wachstum hauptsächlich auf Rechnung der ventralen Ecke und der Mittelplatte zu setzen ist. Diese ventrale Ecke zieht sich aus und umfasst wie mit leicht gebogener Hand von unten her das Ursegment. Dieser Prozess ist auf der Fig. 3 in seinem Beginn, auf der Fig. 11, Tafel XXIII/XXIV (links) auf der Höhe seiner Entwickelung gezeichnet; er lässt sich kontinuierlich kaudalwärts verfolgen bis zu der Stelle, wo Seitenplatten und Ursegment noch ungetrennt sind. Tritt das Wachstum sehr lebhaft ein, so kann die vorwachsende Seitenplatte das Entoderm gegen den Dotter zu vorbuckeln. Während in den vorderen Ursegmenten die Form der Seitenplatten, wie sie Fig. 3 und 11 darstellen, durch aktives Wachstum derselben erreicht wird, geht in den hinteren Ursegmenten die Form aus der veränderten Lage der Abtrennungsfläche des Ursegmentes von den Seitenplatten hervor. In der vorderen Rumpfhälfte geht die Abtrennungsfläche des Ursegmentes fast senkrecht dorsoventralwärts, in der hinteren Hälfte schräg von dorsolateral nach ventromedial, so dass durch diese Art der Abtrennung schon die vorgebuchtete ventrale Ecke der Seitenplatten entsteht.

Infolge dieses verschiedenen Verhaltens können wir drei

Abschnitte an den Seitenplatten unterscheiden. 1. Abschnitt: Seitenplatten in den beiden ersten Rumpfsegmenten. Bildung einer intermediären Zellenmasse zwischen Ursegment und Seitenplatten. (Siehe allgemeine Beschreibung des Embryo 1, pag. 188.) 2. Abschnitt: Seitenplatten im dritten bis siebenten Ursegment. Bildung der Vornierenkanälchen. Ausgangspunkt: Die Mittelplatte zwischen dorsaler und ventraler Ecke. 3. Abschnitt: Die Seitenplatten im übrigen Rumpf. Bildung des Auswuchses gegen die Chorda unter dem Ursegment. Ausgangspunkt: ventrale Ecke der Seitenplatten. Das verschiedene Verhalten des zweiten und dritten Abschnittes kommt im Modell (Textfigur 2) gut zum Vorschein, man sieht, dass die Vornierenkanälchen eine andere Richtung und anderen Ausgangspunkt haben, als die Seitenplattenvorbuchtung im 3. Abschnitt.

Auf Fig. 3 sehen wir nun (die Lage des Schnittes ist in Textfigur 2 bezeichnet), dass sich die dorsale Ecke der Seitenplatten durch eine mediale und stärkere laterale Einkerbung etwas gegen die Umgebung abzusetzen beginnt. Das ist die erste Andeutung der Anlage des kaudalen Abschnittes des primären Harnleiters. Die erste Anlage des primären Harnleiters lässt sich über mindestens drei Ursegmente kaudalwärts verfolgen, dann verstreichen allmählich die Einkerbungen und der Gang verliert sich ohne Grenze in das Mesoderm der dorsalen Ecke der Seitenplatten. Das alles geht so allmählich vor sich, dass man unmöglich mit Bestimmtheit angeben kann, wo sich das kaudale Ende des Harnleiters in dieser Serie vorfindet. Kranialwärts verliert sich die Ganganlage ohne Grenze in die primäre Vornierenfalte (siehe Textfigur 2). Der primäre Harnleiter ist schematisch in der Textfigur eingetragen, ich habe einstweilen nur die dorsale Ecke der Seitenplatten weiss gelassen, weil an dieser Serie sich der Harnleiter nur soweit vom Mesoderm abgrenzen lässt; da man an dieser Serie den Eindruck erhält, als ob der Harnleiter nur von der Somatopleura

gebildet würde, bemerke ich gleich hier, dass die beiden Einkerbungen später tiefer einschneiden und ein mittleres Stück der gesamten Seitenplatten lostrennen, das zum kaudalen Abschnitt des primären Harnleiters wird.

Mit aller Bestimmtheit kann ich jede Beteiligung des Ektoderms an dem Aufbau des Harnleiters ausschliessen. Wie Brook (87) zu der Behauptung kommen kann, der primäre Harnleiter wäre ektodermalen Ursprungs, bleibt mir unerklärlich; es müsste höchstens eine Verwechselung mit dem oben beschriebenen Ektodermzapfen des Lateralstranges vorliegen.

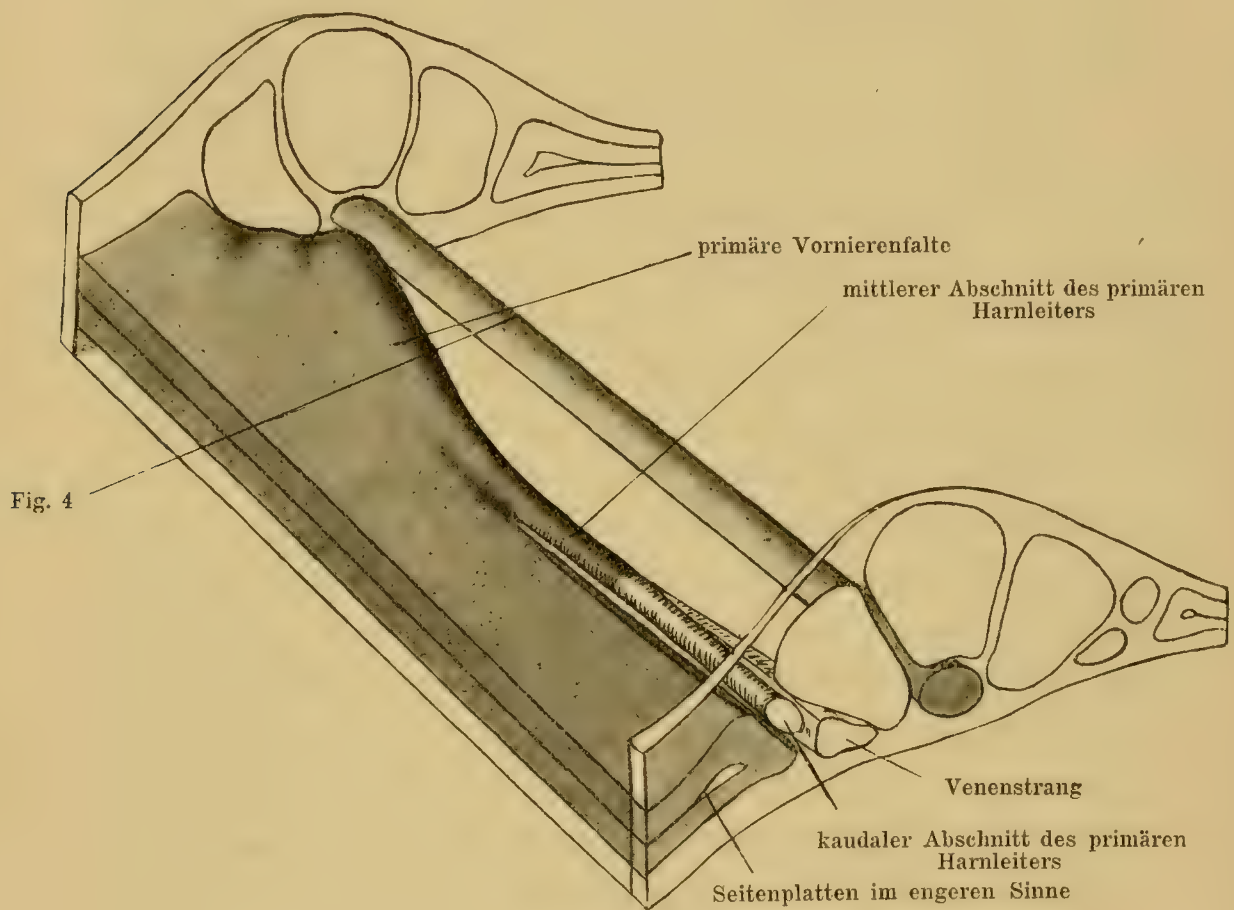
Die nächsten Veränderungen in der Entwickelung der Vorniere und des primären Harnleiters finden wir im Embryo III. Die Länge desselben beträgt nach der Alkoholhärtung 3,4 mm. Der Vorderkopf ist verletzt. Die Ohrbläschen haben sich in ihrer vorderen Hälfte vom Ektoderm abgeschnürt und besitzen ein deutliches, etwas exzentrisch gelegenes Lumen. In ihrer hinteren Hälfte sind sie mit dem medialen Abschnitt der bei Embryo I beschriebenen Ektodermplatte in Zusammenhang. Die Ektodermplatte hat sich bedeutend verbreitert und überschreitet auf dem Querschnitt des Niveau des lateralen Randes der Kopfplatten des Mesoderms, sie erreicht unter fortschreitender Verschmälerung den kaudalen Rand des 5. Ursegmentes und ist wieder wie im Embryo I im Bereiche des Rumpfes segmentiert. Der Vorderdarm ist bis etwas über dem hinteren Rand der Ohrbläschen geschlossen und stellt auf dem Querschnitt eine gebogene Schüssel dar, welche von unten her Chorda und ventrale Hälfte des Medullarrohres umfasst. Im Bereiche des ersten Rumpfsegmentes ist das Entoderm wieder zum einfachen Blatt geworden, das sich nur in der Mittellinie firstartig zur Anlage der Hypochorda bis zur Chorda erhebt. Diese Anlage erstreckt sich schwanzwärts kontinuierlich über den ganzen segmentierten Teil des Embryo. Auffallend ist die Bildung der Darmrinne, die im 2. Rumpfsegment auftritt, verschwindet und wieder auftritt

und dieses Verhalten bis zum hintersten Rumpfsegment fortsetzt. Ob dieses diskontinuierliche Auftreten der Darmrinne etwas mit der metameren Anlage der Hypochorda zu thun hat, darüber wird eine Spezialuntersuchung über die Entwickelung der Hypochorda, die in unserem Institut angefertigt wird, Aufschluss geben. Die Kupffersche Blase ist mächtig entwickelt. Das Mesoderm weist 17 Ursegmentpaare auf. Die intermediäre Zellmasse ist nur noch in dem hinteren Abschnitt des Kopfes entwickelt, in den beiden ersten Rumpfsegmenten, in welchen sie bei Embryo I vorhanden war, ist sie verschwunden. Die den Seitenplatten entsprechende laterale Hälfte des Kopfmesoderms ist durch eine weite Cölomhöhle in zwei Blätter gespalten, die Zellen beider Blätter sind einreihig zu einer Grenzmembran geordnet. Von der Cölomhöhle geht eine deutliche Ausbuchtung in die intermediäre Zellmasse hinein. Soweit diese Ausbuchtung reicht, sind die Zellen der intermediären Zellmasse gleichfalls zu einer einzelligen Grenzmembran geordnet. Wo kein Spaltraum auftritt, liegen die Zellen der intermediären Zellmasse ebenso unregelmässig wie in der medialen Hälfte des Kopfmesoderms.

Ich gebe zunächst wieder eine Rekonstruktionsfigur der Vorniere und des primären Harnleiters.

Die primäre Vornierenfalte ist jetzt vollständig ausgebildet, sie hat auch die beiden vordersten Vornierenkanälchen aufgenommen. Während sie so kranial zunimmt, verliert sie kaudalwärts dadurch an Ausdehnung, dass sie sich im Bereich des 7. Ursegmentes von den Seitenplatten abgeschnürt hat, ein Prozess, der auch im Bereich des 6. Ursegmentes durch das Auftreten einer Einschnürungsrinne seinen Anfang nimmt. Durch diese Abschnürung der primären Vornierenfalte von den Seitenplatten wird der primäre Harnleiter kranialwärts verlängert, ich bezeichne diesen neuen Abschnitt als den mittleren Abschnitt des primären Harnleiters. In Textfigur 3 sind

die beiden bis jetzt gebildeten Abschnitte durch die Farbe auseinander gehalten, hellgrau der mittlere, weiss der kaudale, die Anlage des mittleren Abschnittes des primären Harnleiters ent-



Textfigur 3.

Figurenerklärung: Bildung der primären Vornierenfalte durch Verstreichen auch des ersten und zweiten Vornierenkanälchens vollendet. Der kaudale Abschnitt des primären Harnleiters (weiss) aus dem Mesoderm vom 8. Ursegment ab ausgeschnitten, der mittlere Teil des primären Harnleiters (grau) durch Abschnürung der Vornierenfalte in toto von den Seitenplatten im 7. Ursegment entstanden.

spricht der Anlage des vordersten Abschnittes des primären Harnleiters bei den übrigen Vertebraten. Wer die Anlage der Vorniere auf dem Modell betrachtet, dem dünkt es kaum glaublich, dass diese ganze Anlage Vornierenfalte und primärer Harn-

leiter bis jetzt übersehen wurde. Dieses Übersehen — wenigstens der Vornierenfalte — erklärt sich aus der beliebten ausschliesslichen Untersuchung an Querschnittsserien und für die Autoren der durch Rückerts (88a) Arbeit eingeleiteten Periode durch eine Nichtverwertung der bekannten Litteratur. Es musste doch den beiden Autoren, welche Vornieren nach dem Erscheinen von Rückerts Arbeit untersuchten, auffallen, dass die von ihnen beschriebene Vorniere in einem unüberbrückbaren Gegensatz zu den Vornieren sämtlicher übrigen Vertebraten trat und dass ein solcher Gegensatz selbst nach der allersorgfältigsten Untersuchung nur mit Vorsicht aufzustellen war.

In Fig. 4 ist ein Querschnitt durch den Embryo III in der Höhe des 5. Ursegmentes gezeichnet. Man betrachte zunächst die rechte Seite, wo die Vornierenfalte noch unverändert ist (der Schnitt ist in seiner Lage in der Textfigur 3 angegeben). Wer hier nicht weiss, dass die primäre Vornierenfalte vorliegt, wird sie vollständig übersehen, sie ist durch nichts von den angrenzenden Seitenplatten abzutrennen. Ich habe aus dem 7. Ursegment die Grenzen der Seitenplatten bestimmt und in dieser Fig. 4 durch einen Strich mit der Bezeichnung „Grenze der Vornierenfalte“ eingetragen. Alles, was medialwärts von diesem Striche liegt, ist primäre Vornierenfalte. Die Vornierenfalte lässt jetzt eine deutliche Zusammensetzung aus 2 Blättern erkennen, die Grenzlinie zwischen Somato- und Splanchnopleura, die bereits bei Embryo I in dem lateralen Teil der Seitenplatten bestand, setzt sich ohne irgendwelche Abgrenzung kontinuierlich in die Vornierenfalte fort, auch diese in zwei einzellige Blätter trennend. In den medialen Abschnitten der vorderen Hälfte tritt sogar ein Lumen auf. Dieses Lumen, da es in der Vornierenfalte, also in einer Ausstülpung der Leibeswand auftritt, kann nicht der Leibeshöhle selbst gleichwertig sein, sondern stellt etwas Neugebildetes dar, ebenso wie das Lumen der Vornierenkanälchen oder Falte anderer Vertebraten nicht der prä-

existierenden Leibeshöhle entspricht. Wenn das Lumen auch thatsächlich unabhängig von dem der Leibeshöhle auftritt, so will ich es doch künftighin als eine Ausstülpung der Leibeshöhle bezeichnen.

Wir haben noch die weitere Entwickelung des kaudalen Abschnittes des primären Harnleiters zu besprechen. Der Gang ist in der Textfigur in seiner kranialen Hälfte bereits vollkommen frei und verläuft vollkommen gestreckt. Über die Entstehung des mittleren Abschnittes durch Abschnürung der Vornierenfalte im 6. und 7. Ursegment habe ich bereits gesprochen. Den kaudalen Abschnitt hatten wir im Stadium der Fig. 3 verlassen, seine weitere Ausbildung finden wir in Fig. 11. Auf der linken Seite derselben haben wir die bereits konstatierte Ausdehnung der Seitenplatten bis zur Chorda. Es war an dieser Serie unmöglich, die Seitenplatten von der Hypochorda abzutrennen, doch gelingt das bei anderen Embryonen mit voller Leichtigkeit, so dass eine Anteilnahme entodermaler Elemente an der Bildung dieser Seitenplattenverdickung auszuschliessen ist. Wer an der linken Seite der Fig. 11 aufmerksam die Anordnung der Kerne betrachtet, kann nach derselben eine Einteilung der Seitenplatten in drei Teile vornehmen. Ich habe auf der linken Seite unter den Seitenplatten eine zweimal gebrochene Linie gezogen und deren drei Teile mit den Zahlen 1—3 bezeichnet. Man kann gut sehen, wie diejenige Abteilung der Seitenplatten, welche der Nummer 2 entspricht, sich nicht nur durch die bereits oben erwähnte laterale und mediale Einkerbung, sondern auch durch eine radiäre Anordnung der Kerne auf ein Centrum, das in der Mitte der Seitenplatten liegt, auszeichnet. Nur in der Abteilung 1 gelingt eine Einteilung in Somato- und Splanchnopleura, in den beiden anderen Abteilungen ist das unmöglich, während das in Fig. 3 wenigstens noch für die 2. Abteilung möglich war. Wir sehen also, dass eine Dreiteilung in den Seitenplatten schon von langer Hand vorbereitet wird. Auf der rechten Seite der Fig. 11

sind die Verhältnisse etwas weiter entwickelt, hier ist die Trennung in die drei Abteilungen, wenn auch noch nicht vollendet, so doch so deutlich, dass sie ohne weitere Aufmerksamkeit gesehen werden müssen, dabei ist aber die Zugehörigkeit zu ein und demselben Mutterboden noch zu erkennen. Auf der rechten Seite der Fig. 11 habe ich die einzelnen Abteilungen mit den ihnen zukommenden Namen versehen. Aus der Abteilung 1 werden die Seitenplatten sensu strictiori, aus der Abteilung 2 der kaudale Abschnitt des primären Harnleiters, die Abteilung 3 wird zur Anlage der V. cardinalis, ich habe sie deshalb als Venenstrang bezeichnet. Diese drei Teile der Seitenplatten sind auch auf dem Modell der Textfiguren 3 und 4 deutlich zu sehen, dass sie am hinteren Rande des 7. Ursegmentes Halt machen, erklärt sich daraus, dass ja auch die Vorbuchtung der Seitenplatten, aus dem sie entstehen, im 8. Ursegment nach vorn endigt. Diese Dreiteilung der Seitenplatten schreitet allmählich nach hinten fort, sodass wir im Bereiche des letzten Rumpfsegmentes die Bilder der Fig. 3, im vorletzten gewöhnlich schon die Verhältnisse auf der linken Seite der Fig. 11 erhalten. Es ist deshalb möglich, an derselben Serie alle Etappen der Entwickelung des kaudalen Abschnittes des primären Harnleiters und des Venenstranges nachzuweisen. In dieser Serie ist die oben erwähnte, eigentümliche schiefe Abtrennung der Ursegmente von den Seitenplatten besonders deutlich zu erkennen, sodass wir in den hinteren Rumpfsegmenten eigentlich nicht von einer Vorbuchtung der Seitenplatten sprechen können, da sie von Anfang an die Form haben, die sie in den vorderen Rumpfsegmenten sich erst erwerben müssen.

Es stellt also der kaudale Abschnitt des primären Harnleiters ein aus dem gesamten Mesoderm herausgeschnittenes Stück dar. Er enthält Material aus beiden Leibeshöhlenwänden aus Splanchno- und Somatopleura. Ist er auch noch solid zur Zeit seiner ersten Anlage, weil die Dreiteilung der Seitenplatten

vollendet wird, ehe eine Leibeshöhle auftritt, so ist doch sein späterer Hohlraum gleichwertig der Leibeshöhle zu setzen. Da der Harnleiter sich an der Stelle, wo früher die dorsale Ecke der Seitenplatten lag, aus dem Mesoderm ausgeschnitten wird, so entspricht er einem präexistierenden Teil der Leibeswand, während die Neubildung der Seitenplattenwucherung lediglich der Anlage des Venenstranges zu Gute kommt. Ist aber der Harnleiter — wenigstens in seinem kaudalen Abschnitte — aus der präexistierenden Leibeswand herausgeschnitten, so ist auch sein Lumen ein Teil der allgemeinen Leibeshöhle. Ich erblicke deswegen in dem kaudalen Abschnitt des Harnleiters einen der intermediären Zellmasse der anderen Vertebraten wenigstens teilweise entsprechenden Abschnitt. Ich bin auf diesen Vergleich gekommen durch die Bildung der Urniere der Salmoniden und werde dort noch einmal auf diesen Punkt eingehen.

Später rückt die dritte Abteilung, der Venenstrang, medianwärts, nur der primäre Harnleiter bleibt zunächst noch den Seitenplatten im engeren Sinn dicht anliegend, wie das Fig. 12 zeigt. Aus dieser Festhaltung der Lagebeziehung wäre es zu erklären, wie man zu der Annahme gekommen ist, dass der Harnleiter durch eine solide Faltenbildung der Seitenplatten entsteht, wie das übereinstimmend von allen früheren Untersuchern angegeben wird. Wenn die Serien nicht ganz gut fixiert sind, kann die Grenze zwischen Seitenplatten und Harnleiter vermischt werden und dann allerdings hat man den Eindruck, namentlich wenn der Harnleiter etwas dorsalwärts rückt, als ob er durch Neubildung von den Seitenplatten im engeren Sinne und zwar deren Somatopleura entsteht.

So wächst der Gang Segment für Segment nach hinten, indem in jedem neugebildeten Segment immer wieder die oben beschriebene Dreiteilung eingeleitet wird. Endlich erreicht er den Darm dicht über dem After und mündet in denselben ein. Die weiteren Verhältnisse werde ich bei der Entstehung der

Harnblase erörtern. Stets kann man mit absoluter Sicherheit eine Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des primären Harnleiters verneinen. Durch diese Entstehung des primären Harnleiters nähern sich die Verhältnisse der Salmoniden denen bei Amphibien und Petromyzon. Field (91) lässt bei Amphibien den primären Harnleiter bis kurz vor der Kloakenmündung aus dem Mesoderm entstehen, ein Gleiches wird von Goette (90) für Petromyzon behauptet. Mit der Bildung der primären Vornierenfalte, des Harnleiters und seiner Einmündung in den Darm ist die eigentliche Vornierenbildung abgeschlossen. Was jetzt noch neu hinzukommt, sind sekundäre Veränderungen, mit Hülfe deren sich die Vorniere besonderen Aufgaben anpasst; bekanntlich stellt die Vorniere bei den Salmoniden das einzige funktionierende Harnorgan des wachsenden und eben ausgeschlüpften Tieres dar. Ich habe deswegen um einen Überblick über die Gesamtverhältnisse zu ermöglichen, das Vornierensystem, wie es das Modell der Textfig. 3 darstellt, in ein Flächenbild eingezeichnet (Fig. 10, Tafel XXIII/XXIV). Das Präparat zu dieser Zeichnung verdanke ich meinem Freunde H. K. Corning, der mir seine reichhaltige Sammlung von Flächenbildern von Salmonidenembryonen bereitwilligst zu diesem Zwecke zur Verfügung stellte. Die Abbildung ist nach den eben geschilderten Vorgängen wohl ohne Erklärung verständlich.

Die sekundären Veränderungen der Vorniere.

a) Die sekundäre Einfaltung der Vornierenfalte.

Die erste sekundäre Veränderung zeigt Embryo 4. Derselbe mass nach der Alkoholhärtung 3,6 mm. Der Embryo liegt noch vollständig auf dem Dotter auf, der Schwanz beginnt sich von der Unterlage abzuschnüren, ist aber noch nicht frei. Am Gehirn

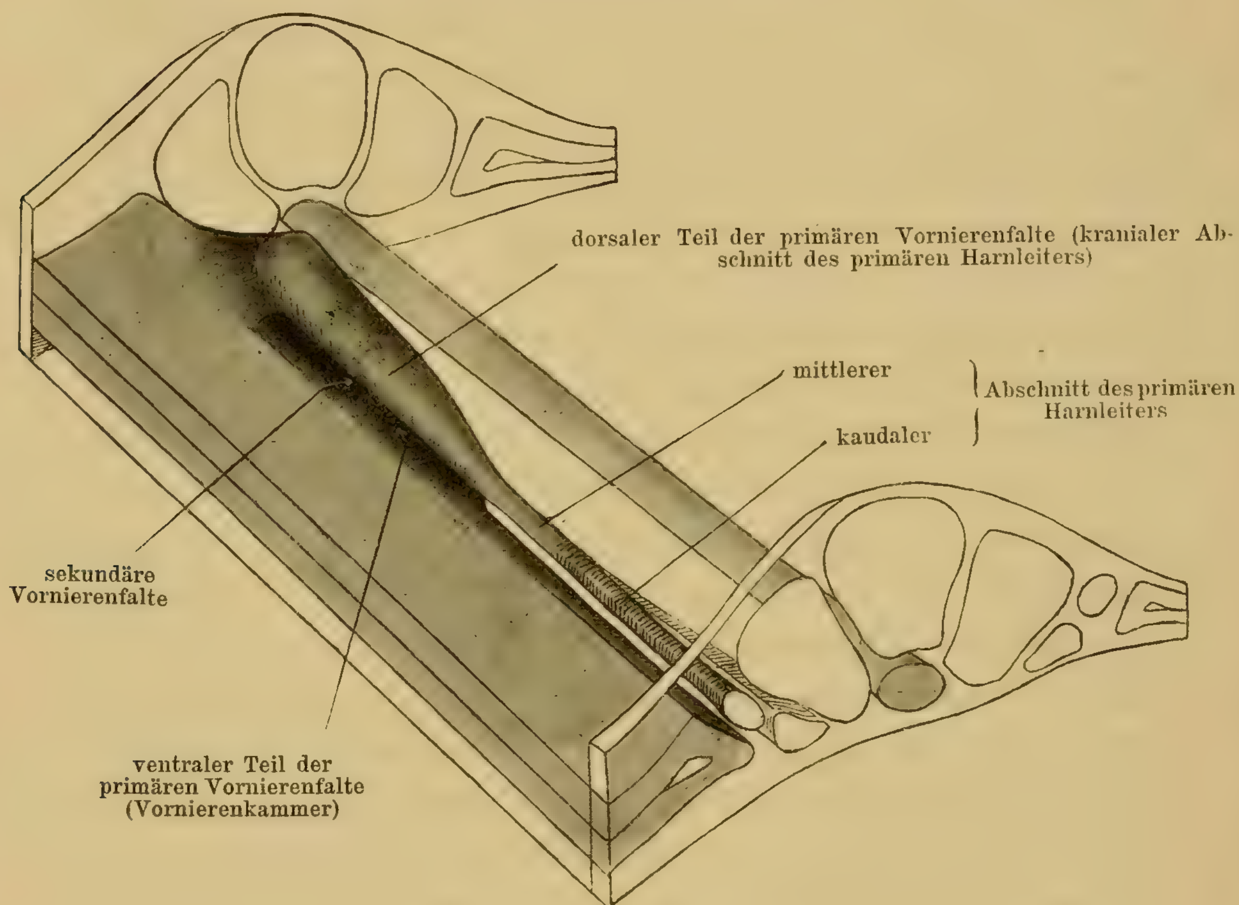
sind drei aufeinander folgende Blasen unterscheidbar. Die Augenblasen sind zur sekundären Blase eingestülpt, der Augenstiel ist länger und schmäler geworden, hängt aber nicht mehr mit der Seitenwand des Medullarrohres, sondern mit dessen ventralen Wand zusammen. Die Linse ist als eine solide Verdickung des Ektoderms angelegt. Ähnlich wie bei der Anlage des Gehörbläschens muss der Linsenwulst allein auf Rechnung der Verlängerung der Ektodermzellen gesetzt werden, nur an Schnitten durch die Mitte der Linse ist ein centraler Kern von polygonalen Zellen vorhanden, der dann von den verlängerten Ektodermzellen wie von einer Halbkugel umfasst wird. Genau wie bei der Bildung des Gehörbläschens beteiligen sich an der Linsenbildung nur die Zellen der tiefen Lage des Ektoderms, die Zellen der äusseren Deckschicht ziehen unverändert über die Linsenanlage hinweg. Das Gehörbläschen hat sich vollkommen vom Ektoderm gelöst, auf dem Querschnitt zeigt es eine dreieckige Form, die Basis jederseits gegen das Medullarrohr gerichtet. Das Ektoderm über dem Gehörbläschen ist nicht mehr verdickt, dagegen hat sich der bereits beschriebene laterale Teil der Ektodermplatte des Kopfes erhalten. Er lässt sich kaudalwärts bis zum vierten Ursegment verfolgen, hat sich also gegen früher verkürzt, diese Verkürzung ist keine absolute, sondern eine relative, da die Ursegmente sich durch ihre Grössenzunahme kaudalwärts verschoben haben. Diese laterale Hälfte der Ektodermplatte hat im kranialen Abschnitt vor den Rumpfsegmenten an Mächtigkeit zugenommen, manchmal lassen sich in der Platte zwei deutlich trennbare Anschwellungen nachweisen, so dass man an das laterale und epibranchiale Ganglion v. Kupffers (87) erinnert wird. Im kaudalen Abschnitt nimmt die Ektodermverdickung bedeutend ab. Der Vorderdarm ist fast bis an die Rumpfsegmente heran geschlossen, an der Grenze zwischen Kopf und Rumpf entwickelt er eine deutliche ventrale Schlussleiste, wie wir sie bei allen Vertebraten mit grossem Dottersacke finden (Rückert [88], Raffaele [92],

ich [92]). Der Darm erscheint deshalb an dieser Stelle wie ein dreistrahliger Stern. Vom ersten Körpersegment ab breitet sich der Darm allmählich wieder auf dem Dotter aus, je weiter kaudalwärts umsomehr. Bekanntlich umwächst das Entoderm der Salmoniden niemals den Dotter, es bleibt immer auf den Embryonalbezirk beschränkt. Seine Umwandlung zum Darmrohr geht — wenigstens in der vorderen Körperhälfte — so vor sich, dass die centrale Partie des Entoderms, die unter der Chorda gelegen ist, allmählich die peripheren Partien desselben zu sich heranzieht, wir finden wenigstens jedesmal vor Schluss des Darmrohres, statt des früheren bis weit unter die sekundären Seitenplatten einschichtigen Entoderms nur noch ein Ballen von Zellen unter der Chorda. Kiementaschen sind zwei entwickelt, eine vor eine hinter dem Gehörbäschen. Der Löwenanteil an der Bildung der Kiemen fällt dem Entoderm zu. Es sendet seine Kiementaschen gegen die oben beschriebene laterale Hälfte der Ektodermplatte des Kopfes und verschmilzt mit ihr. Unter dem Kopfdarm sind die ersten Herzendothelzellen aufgetreten. Das Mesoderm bildet 25 Ursegmentpaare. Am einzelnen Ursegment beginnt die Anlage der verschiedenen Abteilungen. Im Myotom treten die ersten Muskelelemente auf, deren Kerne, wie schon Rabl (90) hervorgehoben hat, sich durch ein einziges grosses Chromatinkorn auszeichnen, sonst kein Chromatin ausser in der Kernwand besitzen. Unter dem Myotom hat sich das Sklerotom angelegt, ich komme auf dasselbe im speziellen zurück.

Auch bei diesem Embryo wollen wir die Besprechung des Modelles der der Querschnitte vorausschicken.

Die primären Vornierenfalte erstreckt sich vom dritten bis zum fünften Ursegment; im sechsten und siebten Ursegment ist sie vollständig abgeschnürt und hat den mittleren Abschnitt des primären Harnleiters gebildet. Entsprechend dem vierten und fünften Ursegment dringt jetzt eine zweite Falte in die primäre Vornierenfalte ein, ich bezeichne diesen Vorgang als die sekundäre

Einfaltung der primären Vornierenfalte, die Falte als die sekundäre Vornierenfalte. Die Einfaltung geht von der Somatopleura aus und zwar entsprechend der dorsalen Ecke der Seitenplatten, sie dringt in schräger Richtung (ventromedial) vor und teilt so



Textfigur 4.

Figurenerklärung: Der Rest der primären Vornierenfalte wird durch sekundäre Einfaltung im Bereiche des 4. und 5. Ursegmentes in zwei übereinander gelegene Teile getrennt, die an der medialen, dem Ursegmente zugewandten Seite noch miteinander zusammenhängen. Der dorsale Teil der primären Vornierenfalte wird zum kranialen Abschnitt des primären Harnleiters, der ventrale zur Vornierenkammer.

die Vornierenfalte in zwei Teile, einen oberhalb (dorsaler Teil) und einen unterhalb (ventraler Teil) der sekundären Falte gelegenen. Ich habe den dorsalen Teil grau, den ventralen schwarz gemalt. Die beiden Teile treten, da sie übereinander liegen, im

Modell nicht deutlich hervor. Diese Falte macht sich natürlich auch auf dem Querschnitt bemerkbar und sie ist es, welche alle früheren Untersucher von Rosenberg bis Sobotta irre geführt hat. Schon auf der linken Seite der Fig. 4 ist die erste Vorbereitung zur sekundären Einfaltung zu sehen. Die Somatopleura der Vornierenfalte beginnt sich zu verdicken, an Stelle der bislang einfachen treten 2—3 Zellenlagen. Diese Verdickung erfolgt im Bereiche des vierten und fünften Ursegmentes, im Bereich des dritten bleibt sie aus.

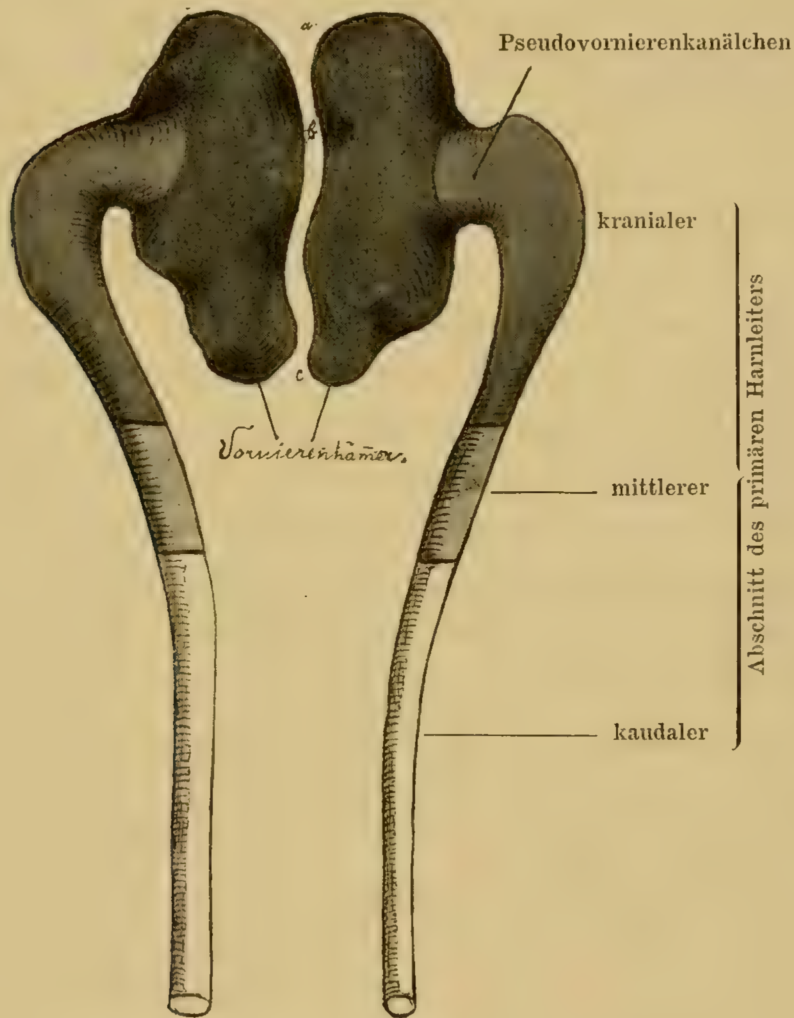
Der Ort, an welchem die Einfaltung beginnt, macht sich durch eine leichte Einkerbung lateral von der Verdickung bemerkbar. Auf Fig. 5 ist die Einfaltung vollendet. Das erste, was wir zum richtigen Verständnis dieser Figur zu thun haben, ist die Orientierung über die Ausdehnung der Vornierenfalte. In Fig. 4 war die laterale Grenze der Vornierenfalte in die gleiche Niveaulinie mit dem Ektodermzapfen gesetzt. Diese Grenzlinie stimmt auch in der Fig. 5 für die Vornierenfalte. Alles also, was medial von dieser Grenzlinie (in Fig. 5 durch einen Strich bezeichnet) liegt, ist Vornierenfalte, ist Ausstülpung der Leibeshöhle. Die sekundäre Falte durchsetzt die jetzt gebildete Leibeshöhle und erreicht mit ihrer Kuppe die gegenüberliegende Splanchnopleura; wir können nach der Lage der Falte ein mediales und laterales Blatt derselben unterscheiden. Die beiden, durch die sekundäre Falte getrennten Teile der primären Vornierenfalte sind in der Figur 5 als dorsaler und ventraler Abschnitt der primären Vornierenfalte bezeichnet. Der dorsale Abschnitt der Vornierenfalte wird zum vordersten Abschnitt des primären Harnleiters, damit haben wir den letzten Abschnitt desselben kennen gelernt, ich bezeichne ihn fortan als kranialen Abschnitt des primären Harnleiters. Der ventrale Abschnitt der Vornierenfalte liefert die noch genauer zu besprechende Vornierenkammer. Solange die Falte nicht vollkommen durchschnürt, hängen die beiden Abschnitte der Vornierenfalte an der medialen

Seite miteinander zusammen. Das entspräche der Stelle, wo ursprünglich die Somatopleura der primären Vornierenfalte in die Splanchnopleura überging. Sehen wir uns noch an, wie die beiden Blätter des Mesoderms sich an dem Aufbau dieser beiden Abschnitte der Vornierenfalte beteiligen. Der dorsale Abschnitt (kranialer Teil des primären Harnleiters) wird gebildet von der ehemaligen Somatopleura der primären Vornierenfalte resp. aus der Mittelplatte und dem medialen Blatt der sekundären Falte, also gleichfalls Somatopleura, der ventrale Abschnitt der Vornierenfalte (Vornierenkammer) besteht aus dem lateralen Blatt der sekundären Falte, also Somatopleura und der ehemaligen Splanchnopleura der primären Vornierenfalte. Meine Abbildungen decken sich gut mit denen der früheren Autoren, wir differieren nur in der Auffassung. Alle früheren Autoren haben den dorsalen Abschnitt der Vornierenfalte als Ausfaltung der Leibeshöhle angesehen und deswegen von einer rinnenförmigen Anlage des Ganges im vorderen Abschnitt gesprochen. Sie haben übersehen, dass wir es hier nicht mit einer Ausfaltung der Somatopleura zu thun haben, sondern mit einem bereits vorher existierenden Teil, dass das Neue, was auftritt, keine Ausfaltung, sondern eine Einfaltung ist. Aus diesem Irrtum heraus erklären sich alle die auffallenden Angaben, dass zunächst der primäre Harnleiter in der Mitte angelegt wird und von da nach beiden Körperenden wächst, in der That entsteht je der kaudale Abschnitt des primären Harnleiters zuerst und der kraniale zuletzt, dass das Vornierenkanälchen nach dem Gang entsteht und sich über mehrere Rumpfsegmente erstreckt. Man hat eben nicht die Entstehung der Vorniere untersucht, sondern nur die sekundären Veränderungen der bereits bestehenden Vorniere als solche beschrieben.

Von jetzt ab kommen wir in den Bereich bekannter Thatsachen, die ich vollständig bestätigen kann, gegen deren falsche Deutung ich mich nur wenden muss. Zunächst beginnen die

beiden Abschnitte der Vornierenfalte sich aneinander zu verschieben. Die Verschiebung erfolgt in horizontaler Richtung, der dorsale Abschnitt wandert lateral, der ventrale medial. Während diese Verschiebung vor sich geht, schnürt sich der ventrale Abschnitt der primären Vornierenfalte (die Anlage der Vornierenkammer) von der Leibeshöhle ab; damit ist das gesamte Vornierensystem vollständig frei geworden. Gleichzeitig mit der Verschiebung der beiden Abschnitte der primären Vornierenfalte beginnt die Trennung derselben voneinander. Die Trennung erfolgt dadurch, dass die sekundäre Vornierenfalte vollständig durchschneidet und damit die letzte Verbindung der beiden Abschnitte der primären Vornierenfalte an der medialen Seite aufhebt. Diese Abtrennung erfolgt aber nur im Bereiche des 5. Ursegmentes, im Bereiche des 4. bleibt die Verbindung dauernd erhalten, sie stellt die einzige Verbindung des primären Harnleiters mit der Vornierenkammer dar. Sie wurde bisher als Vornierenkanälchen aufgefasst, daher die stehende Angabe, die Salmoniden besitzen nur ein Vornierenkanälchen. Nach dem bisher Erörterten ist diese Bezeichnung vollständig unmöglich; ich bezeichne deshalb fortan diese Verbindung als „Pseudovornierenkanälchen". Die Kommunikationsöffnung der Pseudovornierenkanälchen mit dem Innenraum der Vornierenkammer kann dann natürlich auch nicht mehr „Nephrostom" genannt werden, ich werde auch hier fortan die Bezeichnung „Pseudonephrostom" gebrauchen. Auch für diese Verhältnisse habe ich ein Plattenmodell angefertigt. Die Zeichnung (Textfigur 5) giebt lediglich die Vorniere und den vorderen Abschnitt des primären Harnleiters wieder, die ja vollkommen frei sind. Da die Teile neben einander liegen, habe ich das Modell von oben zeichnen müssen. Das schwarze ohrmuschelförmige Gebilde ist die Vornierenkammer. Dieselbe besteht nach ihrer Entwickelung aus zwei Teilen. Der Teil a b (Textfigur 5) entspricht der gesamten primären Vornierenfalte im Bereiche des

3. Ursegmentes, der Teil b c nur dem ventralen Abschnitt derselben im Bereiche des 4. und 5. Ursegmentes. Mit der Vornierenkammer steht das Pseudovornierenkanälchen in Ver-



Textfigur 5.

Figurenerklärung: Der vordere Abschnitt des Vornierensystems ist isoliert modelliert. Die drei Abschnitte des primären Harnleiters, das Pseudovornierenkanälchen und die Vornierenkammer.

bindung, das rechtwinkelig von ihr abgeht und gleichfalls rechtwinkelig in den kranialen Teil des primären Harnleiters umbiegt. Beide Abschnitte stellen entwickelungsgeschichtlich das gleiche Gebilde dar, den dorsalen Abschnitt der primären

Vornierenfalte im Bereiche des 4. und 5. Ursegmentes, sie sind dunkelgrau dargestellt, dann folgt der hellgraue Teil des Ganges, der mittlere Teil des primären Harnleiters, er entspricht der ganzen primären Vornierenfalte im Bereiche des 6. und 7. Ursegmentes und endlich der weissgehaltene Abschnitt, der kaudale Teil des primären Harnleiters, er entspricht einem Teil der primären Seitenplatten. Der Harnleiter verläuft mit Ausnahme der Übergangsstelle zum Pseudovornierenkanälchen vollkommen gestreckt. In den Figuren 6 und 7, Tafel XXI/XXII, gebe ich endlich Querschnitte durch das Pseudovornierenkanälchen. In Fig. 6 ist durch die mächtige Erweiterung der Leibeshöhle zum erstenmal auch auf dem Querschnitt eine deutliche Grenze zwischen Vornierenfalte und Leibeshöhle eingetreten, es hat den Anschein, als ob nicht die ganze primäre Vornierenfalte als solche erhalten bliebe, sondern ein Teil, der ehemals laterale, mit in die allgemeine Leibeshöhle einbezogen würde. Wenn auch noch eine deutliche Verbindung zwischen Leibeshöhle und der strichförmigen Lichtung der primären Vornierenfalte vorhanden ist, so ist doch schon die Stelle der späteren Abschliessung kenntlich. Ich möchte hier noch davor warnen, die Stelle, wo die primäre Vornierenfalte in die Leibeshöhle übergeht, als Nephrostom zu bezeichnen. Ein echtes Nephrostom existiert bei der Salmonidenvorniere überhaupt nicht, da die einzelnen Vornierenkanälchen zur Vornierenfalte verstreichen, ehe sie eine Lichtung erhalten. In Fig. 7 ist die Abschnürung der primären Vornierenfalte vollendet, zugleich beginnt sich die Lichtung in der Vornierenkammer zu erweitern und das enge Pseudovornierenkanälchen mit seinem engen Pseudonephrostom setzt sich scharf gegen die erweiterte Vornierenkammer ab.

Noch später beginnt sich der kraniale Teil des primären Harnleiters zu schlängeln und zwar so, dass er eine Hauptschlinge gegen den Kopf zu bildet, die wieder einzelne Nebenschlingen aufweist.

b) Entwickelung der Vornierenkammer und des Glomerulus.

Auf Figur 7 begann sich die Vornierenkammer zu erweitern. Unter derselben liegt beiderseits (links deutlicher) der Querschnitt eines Endothelrohres, das ist die erste Anlage des Glomerulus. Diese erste Anlage des Glomerulus tritt auf, noch ehe die Aorta vollständig entwickelt ist und steht in gar keinem Zusammenhang mit ihr. Diese Beobachtung wird durch die Angaben Goettes (75) pag. 824 bestätigt, der die gleiche Thatsache bei Amphibien und Forelle gefunden hat. Sobotta (94b) lässt die Zellen des Endothelrohres des Glomerulus aus dem Venenstrang hervorgehen. Die Möglichkeit einer Beteiligung dieser Zellen am Aufbau des Glomerulus muss zugegeben werden, wenn sie auch sehr unwahrscheinlich ist. Es ist bei frei zwischen den Keimblättern liegenden Zellen oft unmöglich, die Abstammung derselben festzulegen. Immerhin haben wir in der Anlage des Glomerulus ein bereits geschlossenes Endothelrohr, während der Venenstrang noch vollkommen solid ist. Hoffmann (86) lässt den Glomerulus aus einer ursprünglich unpaaren Zellenmasse hervorgehen, er bildet zunächst ein unpaares Gebilde ab, das alsbald durch eine mediane Scheidewand in eine rechte und linke Hälfte geteilt wird. Wer sich die Mühe nimmt, Hoffmanns Figuren 94 und 95 miteinander zu vergleichen, der wird bald sehen, dass eine Verwechselung vorliegt. In seiner Figur 95 bezeichnet er das vordere Ende des Venenstranges, welches dorsal von der Vorniere liegt, als Glomerulusanlage, in Fig. 95 bildet er die richtige doppelte Glomerulusanlage ab, die ventral von der Vorniere liegt. Durch den Glomerulus resp. seine Anlage wird die Vornierenkammer nicht eingestülpt, die Vornierenkammer wächst umgedreht um den Glomerulus herum. In Figur 7 (Forelle vom 37. Tag) haben wir die Vornierenkammer

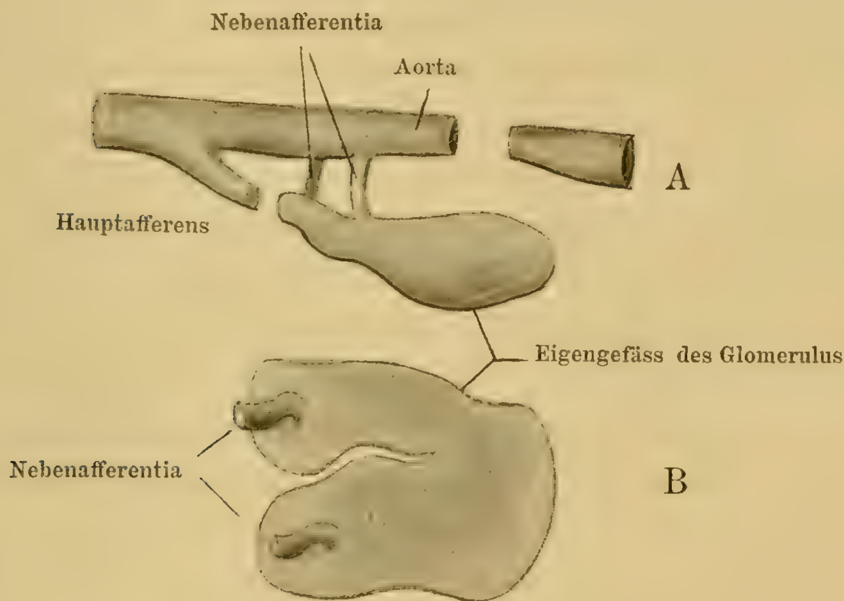
— soweit sie in der primären Vornierenfalte angelegt ist — nur dorsal von der Glomerulusanlage liegen, ich bezeichne diesen Teil der Vornierenkammer als dorsales Horn. Die dorsalen Hörner beider Seiten stossen in der Mittellinie fast zusammen. In Figur 8 (Forelle vom 44. Tag) haben wir noch die gleichen Lagerungsverhältnisse, nur dass die Glomerulusanlage unterdessen an Grösse zugenommen hat. Neu hinzugekommen ist der Teil der Vornierenkammer, welcher ventral von der Glomerulusanlage gelegen ist. Ich bezeichne diesen Teil als ventrales Horn der Vornierenkammer. Wie oberhalb der Glomerulusanlage die beiden dorsalen Hörner in der Mittellinie fast zur Berührung kommen, so thun es jetzt auch unterhalb des Glomerulus die beiden ventralen Hörner. Ein Vergleich der Figuren 7 und 8 lehrt uns das ventrale Horn als eine Ausstülpung der von der Leibeshöhle abgeschnürten Vornierenkammer aufzufassen. Mit Hülfe dieser Ausstülpung wächst die Vornierenkammer um den Glomerulus herum, so dass sie ihn jetzt halbmondförmig von aussen umgreift. Man kann diese Anlage des ventralen Hornes der Vornierenkammer schrittweise vom 37. bis zum 44. Tage verfolgen. Auf Fig. 8 haben wir es noch mit zwei einfachen Gefässen zu thun, später tritt die Schlingenbildung ein, die schliesslich auch auf das Septum zwischen den beiden Glomeruli übergreift und dadurch kommt es zur Bildung des scheinbar unpaaren Glomerulus. Immer aber kann man dorsal und ventral vom Glomerulus noch das ursprüngliche Septum erkennen (Fig. 9) und sich auch im ausgebildeten Zustand von der paarigen Natur des Glomerulus überzeugen.

Endlich habe ich noch auf die Gefässverhältnisse des Glomerulus einzugehen. Über die erste Anlage des Endothelrohres des Glomerulus habe ich bereits berichtet. Über seine Abstammung bin ich im Unklaren geblieben, nur so viel kann ich sagen, dass es in loco und unabhängig von der Aorta wahrscheinlich aus der Splanchnopleura entsteht. Die Angaben in

der Litteratur über die Cirkulationsverhältnisse im Glomerulus der Vorniere sind recht spärliche. Ziegler, H. E. (87) pag. 623 und 624 findet, dass die Aorta unmittelbar vor der Kopfniere ein kleines unpaares Gefäss abgiebt, welches die zwei Glomeruli der rechten und linken Kopfniere versorgt. Früher glaubte er zu sehen, dass das aus dem Glomerulus austretende Gefäss in die Art. mesenterica gelangt; durch neue Untersuchungen konnte er sich überzeugen, dass dasselbe in die Aorta zurücktritt und dass unmittelbar vor (!) seiner Einmündungsstelle die Art. mesenterica entspringt. Wenn ich Ziegler recht verstanden habe, müssten also beide Gefässe sich kreuzen. Field (93) pag. 756 findet bei einem Lachsembryo 4 Tage nach dem Ausschlüpfen am Vorderende der Vorniere zwei getrennte Äste von der Aorta abgehen, welche in die Substanz je eines Glomerulus eingehen, um mit dessen Bluträumen in Verbindung zu treten. Nach Abgang der Äste zum Glomerulus verengt sich die Aorta. Das Blut, welches die Glomeruli durchströmt hat, fliesst nun von beiden Seiten her in einen einzigen medianen Stamm zurück, welcher alsbald direkt in die Aorta einmündet. Hinter der Einmündung des rückführenden Gefässes nimmt der Querschnitt der Aorta wieder an Grösse zu. Sobotta (94b) untersucht die Gefässverhältnisse an Ziegenhagens schönen Injektionspräparaten. Der Forellenembryo war 6 Wochen alt. Er sieht von der Aorta nur ein Gefäss ausgehen, welches von oben (nicht von vorn wie bei Ziegler-Field) her an den Glomerulus (Sobotta nimmt, trotzdem er die Entwickelung der Vorniere untersucht haben will, einen unpaaren Glomerulus an) herantritt und das Vas afferens darstellt, das Vas efferens, auch wieder in der Einzahl, geht an der ventralen Seite des Glomerulus ab (nicht am kaudalen Ende wie bei Ziegler und Field) und mündet in die Venae cardinalis ein.

Die Entwickelung des Glomerulus und seines Gefässapparates ist nicht ganz so einfach, wie man bislang angenommen

hat. Dem leichteren Verständnis zu Liebe habe ich für die einzelnen Entwickelungsstadien Rekonstruktionen angefertigt, die ich in den Textfiguren 6—8 wiedergebe. Zunächst ist festzustellen, dass die glomerulusartige Bildung der Salmoniden sich nicht in das übliche Schema einreihen lässt. Man ist gewohnt unter einem Glomerulus sich einen Knäuel arterieller Gefässe vorzustellen, die von einem zuführenden arteriellen Gefäss (Vas



Textfigur 6.

Figurenerklärung: Rekonstruktion des Eigengefässes des Glomerulus (Forellenembryo vom 44. Tag). A Seitenansicht. B Ansicht von oben. Ein Querschnitt ist in Fig. 8, Tafel XXI/XXII dargestellt.

afferens) gespeist werden und die sich wieder zu einem rückführenden arteriellen Gefäss (Vas efferens) vereinigen. Wir haben bei den Salmoniden ein Gefäss (für jeden Glomerulus eins), welches parallel der Aorta verläuft, am Kopfende des Glomerulus in denselben eintritt, ihn der Länge nach durchsetzt und am Schwanzende wieder austritt. Dieses Gefäss bezeichne ich fortan als „Eigengefäss des Glomerulus“.

In der ersten Anlage stellt jedes Eigengefäss einen weiten Sack dar. (Textfigur 6 B.)

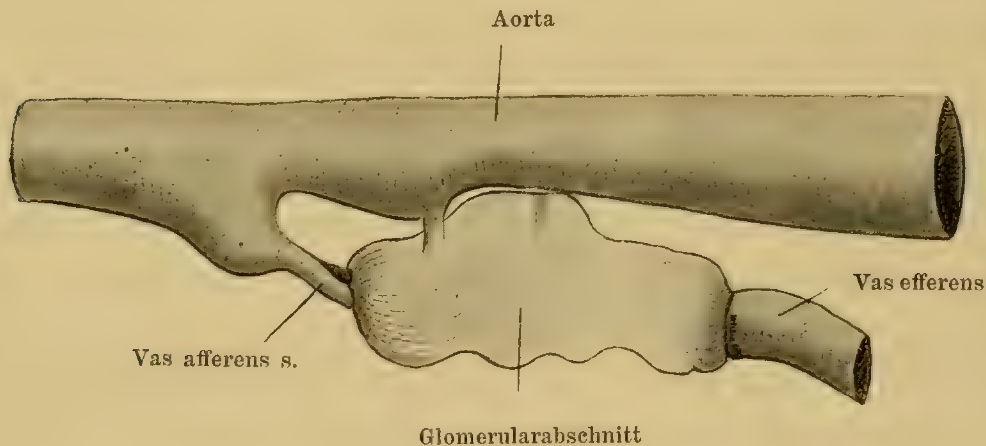
Die Eigengefässe beider Seiten fliessen kaudalwärts zu einem Sack zusammen. Vorn und hinten verjüngen sich die Säcke und endigen blind. (Textfigur 6 A.) Jedem vorderen blinden Ende wächst von der Aorta aus ein Ast entgegen, das ist die erste Anlage der Vasa afferentia, das hintere blinde Ende liegt dicht über dem dorsalen Mesenterium des Darmes und wächst im weiteren Verlauf der Entwickelung zu einer Arterie (Art. mesenterica) (Ziegler [87]) aus, welche den Darm und seine Anhangsorgane versorgt mit Ausnahme der Abschnitte unmittelbar vor der Kloake, die von eigener Arterie (Art. analis, Ziegler [87]) versorgt werden. Sobald das Vas afferens von der Aorta kommend das Eigengefäss erreicht hat, ist der Glomerulus in seiner primitivsten Gestalt fertig. Wir unterscheiden dann an ihm drei Teile, Vas afferens (doppelt) (bestehend aus der Vortreibung der Aorta und dem kranialen verjüngten Ende des Eigengefässes), dem Glomerularabschnitt (doppelt) (die sackförmige Erweiterung des Eigengefässes), Vas efferens (einfach) (das verjüngte kaudale Ende der vereinigten Eigengefässe). Aus der Art der Entwickelung folgt deutlich, dass wir zwei Afferentia und ein Efferens haben müssen, wie das Field (93) ganz richtig beschreibt. Ziegler (87) hat wahrscheinlich ältere Stadien untersucht, in denen die beiden Afferentia zu einem Stamm verschmelzen. Sobotta (94b) hat offenbar ohne Verwertung der Angaben Fields und Zieglers untersucht und nicht den ganzen Glomerulus durchmustert, sonst hätten ihm, der injizierte Präparate untersucht hat, der Abgang der Afferentia von der Aorta (die Afferentia sind so gross, dass auf dem Querschnitt durch die Abgangsstelle derselben die Aorta wie drei geteilt erscheint) und die Austrittsstelle des Efferens und seine weitere Fortsetzung als Art. mesenterica nicht entgehen können. In der weiteren Entwickelung treibt der Glomerularabschnitt des Eigengefässes an der ganzen Wand ringsherum

Ausbuchtungen, dann fältelt es sich selbst, ebenso wie die Ausbuchtungen sich fälteln und damit bekommen wir die eigentümliche Form dieses Abschnittes des Eigengefässes, die wir auf dem Querschnitte (Fig. 9) als Glomerulus bezeichnen. Der Glomerularabschnitt beider Eigengefässe reicht nach hinten bis zur Vereinigung beider Gefässe zum unpaaren Vas efferens. Wir haben also bei den Salmoniden keine Auflösung des Vas afferens in Kapillaren und keine Wiedervereinigung derselben zum Vas efferens, sondern nur eine besondere Ausbildung der Gefässwand eines einzigen Gefässes innerhalb einer bestimmten Strecke seines Verlaufes.

In Textfigur 6 sind aber noch weitere Beziehungen des Eigengefässes bereits entwickelt. In der Ansicht von der Seite (Textfigur 6 A) sehen wir, dass die Aorta sich allerdings, wie das Field behauptet, etwas verschmälert, an einer Stelle, in der Textfigur durch eine Unterbrechung der Aorta ausgedrückt, war sogar kein Lumen zu sehen und die Wand der Aorta undeutlich von der Umgebung abzugrenzen. Ich komme auf diese Unterbrechungen des Aortalumens noch zu sprechen bei Beschreibung der Aortaentwickelung. Vor dieser verschmälerten Stelle der Aorta gehen zwei feine Gefässe ab, die mit den Eigengefässen der Glomeruli an ihrem vorderen Ende anastomosieren. Ihr Eintritt in die Eigengefässe ist in der Ansicht von oben (Textfigur 6 B) besser zu sehen. Ich will sie als Nebenafferentia bezeichnen, den vorderen Abschnitt des Eigengefässes infolgedessen als Hauptafferens. Diese Nebenafferentia oder vielmehr nur eines hat Sobotta gesehen.

In der Textfigur 7 haben wir den Glomerulus eines Forellenembryo vom 52. Tage, der in seinem Alter ungefähr dem von Sobotta (94 b) untersuchten Embryo entspricht. Die Dreiteilung des Eigengefässes ist scharf hervorgetreten, der Glomerularabschnitt (in der Textfigur mit Glomerularabschnitt bezeichnet) hat sich in der oben beschriebenen Art

und Weise vorgebuckelt und gefältelt, er ist deswegen als Gefäss nicht mehr zu erkennen, ich habe ihn weiss gelassen, während überall da, wo ein Gefäss deutlich zu erkennen war, die graue Farbe angewendet ist. Die Vasa afferentia entspringen nicht mehr direkt aus der Aorta, sondern zunächst aus einem unpaaren Stamm, der als eine Ausbuchtung der Aorta erscheint. Das Vas efferens ist selbständig nach hinten gewachsen und bildet, wie bereits erwähnt, die Arteria mesenterica. Field, sowie Ziegler lassen das Vas efferens in



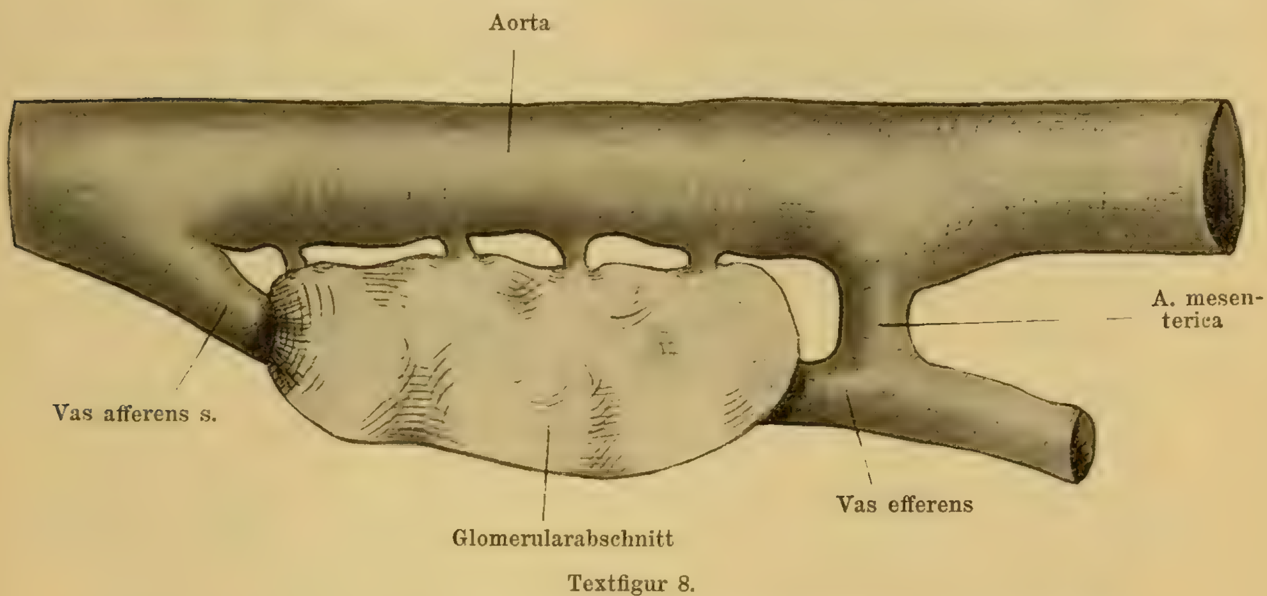
Textfigur 7.

Figurenerklärung: Rekonstruktion des Eigengefässes des Glomerulus eines Forellenembryo vom 52. Tag. Die Dreiteilung desselben in Vas afferens, Glomerularabschnitt und Vas efferens.

die Aorta münden, ich kann das bestimmt in Abrede stellen. Es ist diese Fortsetzung des Vas efferens in die Arteria mesenterica nicht etwa eine Ausnahme, die zufällig modelliert wurde, sondern alle unsere Serien von Forelle und Lachs zeigen übereinstimmend diesen Übergang. Die zweite Verbindung des Glomeruluseigengefässes hat sich nicht geändert, wir haben wieder für jede Seite eine Nebenafferens. Die von Field beschriebene Verengerung der Aorta ist deutlich im Bereiche des Glomerulus zu sehen.

Den Höhepunkt der Entwickelung hat die Gefässversorgung des Glomerulus bei einem Forellenembryo vom 54. Tage nach der Befruchtung erreicht.

Die Aorta zeigt noch eine geringe Verengerung im Bereiche des Glomerulus, sie bildet auch hier ein doppeltes sehr weites Afferens, das in den Glomerulus eintritt, letzterer ist sehr gross geworden, er ist noch stärker ausgebuchtet als vorher und steht mit der ventralen Seite der Aorta durch eine ganze Reihe von



Textfigur 8.

Figurenerklärung: Rekonstruktion des Eigengefässes eines Forellenembryo von 54 Tagen. Die Nebenafferentia. Anlage der Verbindung des Vas afferens mit der Aorta (A. mesenterica, centripetaler Teil).

Nebenafferentia in Verbindung. Diese Nebenafferentia sind sehr regelmässig angeordnet und verbinden sich mit irgend einer Ausbuchtung des Eigengefässes, oft ganz am lateralen Rande des Glomerulus. In Figur 9, die demselben Embryo entstammt, nach dem die Rekonstruktion der Textfigur 8 angefertigt wurde, ist ein solches Nebenafferens teilweise in den Schnitt gefallen. Der paarige Charakter der Nebenafferentia ist nicht mehr ganz gewahrt, indem wir bei diesem Embryo links 4, rechts nur 3 haben. Es ist aber hier bereits schon sehr schwer geworden

zu entscheiden, mit welchem Eigengefäss ein Nebenafferens in Verbindung tritt, indem die Ausbuchtungen des linken Eigengefässes auf die rechte Seite hinübertreten und umgekehrt die von dem rechten auf die linke. Das Vas efferens hat sich gleichfalls erweitert und steht durch eine mächtige Queranastomose mit der Aorta in Verbindung (in der Textfigur als Art. mesenterica bezeichnet). Im Laufe der Weiterentwickelung wird diese Queranastomose allmählich zum Hauptgefäss, das die Art. mesenterica abgiebt, und das Vas efferens scheint jetzt in die Art. mesenterica zu münden, der centripetale Teil der Art. mesenterica wird also später gebildet als der centrifugale.

Von diesem Entwickelungsstadium ab tritt wieder eine Rückbildung der Gefässversorgung ein. In den meisten Fällen schwinden sämtliche Nebenafferentia und nur das Hauptafferens bleibt dem ausgeschlüpften Tiere erhalten, so dass Field (93), der ausgeschlüpfte Lachse untersucht hat, vollständig im Recht ist, wenn er nur ein Vas afferens, das Hauptafferens kennt. Eine Einmündung eines Nebenefferens — als solches müsste das von Sobotta beschriebene Efferens bezeichnet werden, da es ja ebenso wie die Nebenafferentia neben dem Hauptefferens am kaudalen Ende funktionieren würde — in die Vena cardinalis, wie sie Sobotta beschreibt, habe ich niemals mit Bestimmtheit finden können. Sicher ist es bei den ausgeschlüpften Tieren nicht mehr vorhanden. Nach Erfahrungen bei anderen Wirbeltieren ist eine solche Verbindung nicht sehr wahrscheinlich und es kann sich diese Verbindung vielleicht durch eine Zerreissung der enorm dünnen Wände durch den Injektionsdruck erklären.

Die Vornierenkammer schliesst sich innig dem Glomerulus an, sie bekleidet sowohl das Hauptafferens wie das Efferens ein Stück weit in centripetaler resp. centrifugaler Richtung. Nur ist sie an diesen beiden Gefässen vollständig zusammengefallen, so dass das Glomerulusepithel von dem Kapselepithel nicht zu

trennen ist. Die Vornierenkammer bildet auf diese Weise eine förmliche epitheliale Scheide um diese beiden Gefässe.

Die Vornierenkammer.

Der Name „Vornierenkammer“ ist von Balfour eingeführt und galt bisher für denjenigen Leibeshöhlenabschnitt, welcher den freien Glomerulus enthält und sich mehr oder weniger durch Verschmelzung der beiden einander entgegenwachsenden Peritonealblätter von der übrigen Leibeshöhle abschliesst. Die Vornierenkammer ist also im strengen Balfourschen Sinne ein Teil der präexistierenden Leibeshöhle. Eine solche Vornierenkammer soll (!) ausser bei den Teleostiern bei folgenden Vertebraten nachgewiesen sein: Petromyzon fluviat. (Goette 90), Lepidosteus (Balfour and Parker 82), Acipenser ruthenus (Fürbringer 78), Amphibien (Goette 75, Fürbringer 76), Ichtyophis glutin. (Semon 92), Crocodil. biporcat. und Chelonia mid. (Wiedersheim 90). Die Vornierenkammer der Amphibien schildert Goette (75) pag. 823 u. ff. in ihrer Entstehung. „Während der Anlage der Vorniere ist die Leibeshöhle nur ein schmaler Spaltraum. Sie erweitert sich zuerst im Bereiche der noch jungen Vornierenanlage und zwar nur im nächsten Umfange der Nephrostomata dieses Organes. Dieser umschriebene Teil der Leibeshöhle — er entspricht jederseits der dorsalen Ecke derselben — bleibt selbst, nachdem die übrige Leibeshöhle sich gleichfalls erweitert hat, dadurch von dieser abgeschlossen, dass während der ursprünglichen Berührung des die Vorniere bekleidenden Parietalblattes und des Visceralblattes des Lungendarmes im Verlaufe der Lungenanlage eine zarte Verbindungsbrücke entsteht und einige Zeit bestehen bleibt. Während der Verbindung der beiden Blätter hat sich die Anlage des Gefässknäuels aus der Visceralblattstelle gebildet, welche gegenüber den Nephro-

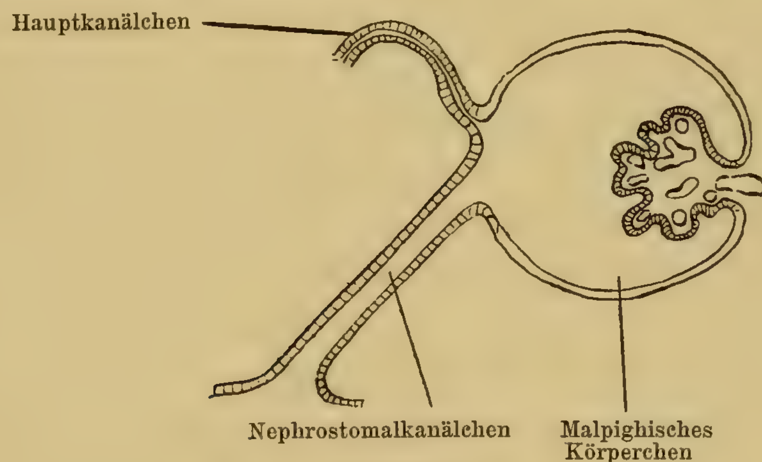
stomata der Vorniere die mediale Wand des bezeichneten abgeschlossenen Raumes darstellt". Dieser Abschluss des den freien Glomerulus der Vorniere enthaltenden Leibeshöhlenabschnittes veranlasst Goette zu einem Vergleich dieses Leibeshöhlenabschnittes mit dem einen Malpighischen Gefässknäuel umfassenden Ende eines Urnierenkanälchens. Von da ab datiert der Name Malpighisches Körperchen der Vorniere, dasselbe wäre gleich Glomerulus der Vorniere plus Vornierenkammer. Wir werden dieser Bezeichnung bei Semon wieder begegnen. Der Vergleich wird aber ganz wesentlich durch den Umstand gestört, dass jener Abschluss des genannten Raumes sehr bald aufhört und der letztere wieder in die allgemeine Bauchhöhle aufgeht, teils bevor, teils nachdem der Gefässknäuel Blut aufgenommen hat. Die Schwierigkeiten, die aus dem Verschwinden des Abschlusses erwachsen, glaubt Goette durch einen Vergleich mit der Forelle beseitigen zu können. Er tritt also — wie ich das bereits hervorgehoben habe — mit vorgefasster Meinung an die Forellenuntersuchung heran. Ich verweise auf das früher Gesagte und citiere hier nur die zwei entscheidenden Sätze pag. 826. „Das Kopfende des primären Harnleiters ist von Anfang an in einer solchen Ausdehnung angelegt, dass die mediale Abschnürungsfalte sich auf dem Visceralblatt des Darmes befindet, die Anlage der Vorniere erscheint daher von ihrer engen Mündung in die Bauchhöhle auswärts zum Übergang in den primären Harnleiter, ebenso einwärts aber in die Urogenitalfalte eingebuchtet. Die unter dieser medialen Bucht der Vornierenanlage gelegene Visceralblattfalte ist gleich anfangs so breit, dass nur ihr unterer Rand mit der gegenüberstehenden Parietalblattfalte sich zum Abschluss der ganzen Vornierenanlage von der übrigen Bauchhöhle verbindet, während ihr oberer Teil die Lichtung der Vornierenkammer lateralwärts verengt und alsbald wie ein eingedrückter Teil ihrer Innenwand erscheint (das ist die ursprüngliche Anlage des Glomerulus)".

Damit ist eine Übereinstimmung mit den Batrachiern gegeben, nur ein für Goette unwesentlicher Unterschied besteht, der Abschluss der Vornierenkammer bei den Batrachiern ist vorübergehend, bei der Forelle bleibend. Stimmen aber Forelle und Batrachier in der Bildung der Vornierenkammer überein, so ist damit der Homologisierungsversuch zwischen den Malpighischen Körpern der Vorniere und Urniere möglich. Goette übersieht dabei nur eines, was trotz aller seiner Versuche, diese Homologie zu ermöglichen bestehen bleibt und was auch Rückert (92) pag. 693 Semon gegenüber bemerkt. Bei der Urniere repräsentiert der Aussentrichter die primäre Bildung, von der sekundär die Bowmansche Kapsel und das Drüsenkanälchen ausgehen, während bei der Vorniere gerade umgekehrt das Primäre die Anlage des Drüsenkanälchen, Vornierenkammer und Aussentrichter das Sekundäre sind. Dem Nephrostom entspräche bei der Urniere der Aussentrichter, bei der Vorniere der Innentrichter. Fürbringer (77) bestätigt die Befunde Goettes, in betreff der Homologisierung der beiden Malpighischen Körperchen ist er vorsichtiger, er (78, pag. 87) will keine speziellere Homologie oder speziellere Homodynamie zwischen ihnen behaupten.

Bei einem Embryo von 10 mm von Acipenser ruthenus findet Fürbringer (78, pag. 59) das Exkretionssystem bestehend aus einem vordersten Knäuel von Kanälen, der in gleicher Weise wie die Vorniere der Teleostier mit einer Peritonealöffnung einem medial befindlichen Glomerulus gegenüber liegt und gemeinsam mit diesem durch Ausbildung einer primitiven Bowmanschen Kapsel von der übrigen Leibeshöhle abgeschlossen ist u. s. w.

Balfour und Parker (82) beschreiben die Vorniere des entwickelten Lepidosteus. Dieselbe besteht aus einem Vornierenkanälchen, das mit einem Peritonealtrichter beginnt (auf der Textfigur 9, die ich nach dem Holzschnitte der beiden Autoren kopiert habe, mit tr bezeichnet) und nach vielfachen Windungen

in den weiten Vornierengang einmündet. In den Verlauf des Vornierenkanälchens ist eine Erweiterung eingeschaltet, in welche sich der Glomerulus einstülpt. Durch diese Erweiterung wird das Vornierenkanälchen in zwei Teile getrennt, die ich nach Field (93, pag. 651) als Hauptkanälchen und Nephrostomalkanälchen bezeichnen will, die Bezeichnungen sind in die Textfigur eingetragen. Da das geringe Material den beiden Forschern nicht erlaubte, die Entstehung dieser Erweiterung des Vornierenkanälchens zu untersuchen, nehmen sie zum Vergleich die Entwickelung der Vorniere der Forelle, wie sie Goette (75)



Textfigur 9.

Figurenerklärung: Kopie aus Balfour and Parker: On the structure and development of Lepidosteus. Holzschnitt Seite 416.

in das Amphibienschema zu zwingen sucht. Sie lassen diese Vornierenkammer des Lepidosteus durch Abschnürung eines Leibeshöhlenteiles entstehen. Die Abschnürung ist aber nicht vollständig, es bleibt zwischen der Vornierenkammer und der übrigen Leibeshöhle ein langer (!) wimpernder Kanal bestehen, das Nephrostomalkanälchen. Diese Erklärung, die ganz durch Goette beeinflusst ist, zeichnet sich nicht gerade durch Einfachheit aus. Warum — so wird wohl jeder fragen — entsteht bei der Ampibienvorniere kein Nephrostomalkanälchen? Die naheliegendste Annahme wäre doch gewesen, dass das ganze Vornierenkanälchen (Nephrostomalkanälchen und Hauptkanäl-

chen) als solches entsteht und erst später in seinem Verlauf die Vornierenkammer aus sich heraus entwickelt. Balfour und Parker hatten ja in dem Urnierenkanälchen der Amphibien das nahe liegende Beispiel vor sich, wo auch die Glomeruluskammer (Bowmansche Kapsel) im Verlaufe des Urnierenkanälchens entsteht.

Beard (89, pag. 114—15) untersucht gleichfalls Lepidosteus. Er hat jüngere Embryonen als die der beiden englischen Forscher zur Verfügung. Er beschreibt die erste Anlage der Vorniere als eine solide Verdickung der intermediären Zellmasse im Bereiche des 4.—8. oder 9. Ursegmentes. Während ihr vorderster, unter den 4.—6. Somiten gelegener Abschnitt atrophiert, entwickeln sich aus dem hinteren jederseits drei Nephrostomata, von denen das hinterste rückgebildet wird. Die Vornierenkammer entwickelt sich im Verlaufe der Vornierenkanälchen und zwar jederseits zwei Vornierenkammern entsprechend den jederseits zur Ausbildung gelangenden zwei Vornierenkanälchen. Damit würde die Erklärung von Balfour und Parker ad absurdum geführt und das, was ich oben als die einfachste und natürlichste Erklärung ansprach, bestätigt werden. Die Stelle, an welcher das Hauptkanälchen in die Vornierenkammer einmündet, wäre gleich dem Pseudonephrostom zu setzen, während die Kommunikationsöffnung zwischen Nephrostomalkanälchen und Leibeshöhle ein echtes Nephrostom wäre. Der Vollständigkeit halber muss ich noch anführen, das Field (91), der auch von den Amphibien ausgeht und dem infolgedessen die Beardschen Befunde gar nicht zu seiner Hypothese passen, dieselben als „entschieden ungenau“ bezeichnet.

Goette (90 pag. 56 u. folgende) beschreibt bei Petromyzon fluviatilis ähnliche Verhältnisse wie bei den Amphibien, freilich ist der Abschluss des dorsalen Leibeshöhlenabschnittes zur Bildung der Vornierenkammer noch weniger vollkommen, dagegen verliert er sich später vollständig wie bei Bombinator. Ziemlich viel

schwieriger für das Verständnis ist die Vornierenkammer, wie sie von Wiedersheim (90) für Crocodilus biporcatus und Chelonia midas beschrieben wurde. An diesen Vertebraten ist eine Grenze zwischen Vorniere und Urniere nicht zu ziehen, es ist deshalb unmöglich, die kaudale Grenze der Vorniere anzugeben. Wiedersheim unterscheidet deshalb drei Abschnitte der Harndrüse. Der vordere Abschnitt enthält rechts 8, links 7 Nephrostomata. Die am weitesten kopfwärts liegenden Trichter stellen nur ganz einfache röhren- oder schlitzartige Bildungen dar, welche sich mit nur sehr spärlich entwickelten Drüsenschläuchen verbinden. Dorsal und medial von den Drüsenschläuchen, durch eine tiefe Furche von ihnen getrennt, liegt der, eine einfache Ansammlung von Rundzellen darstellende, also offenbar noch auf niederer Entwickelungsstufe stehende Glomus (Wiedersheim gebraucht nach dem Vorschlag van Wijhes (89) Glomus als Bezeichnung für den einheitlichen Glomerulus der Vorniere, Glomerulus für die gleichen Gebilde der Urniere). In den kaudalen Partien dieses ersten Abschnittes beginnt die Masse der Drüsenschläuche zuzunehmen und das Cölomepithel ventralwärts in die Leibeshöhle vorzubuchten. Die Trichter liegen anfangs auf dem Scheitel dieses Urogenitalwulstes, rücken dann später auf den medialen Abhang desselben. Dieser Lagewechsel der Trichtermündungen ist wahrscheinlich mechanisch durch die Längenzunahme und Schlängelung der Drüsenschläuche zu erklären, durch welche die Nephrostomata zur Seite gedrängt werden. Alle Nephrostomata dieser Abteilung bezeichnet Wiedersheim als Nephrostomata erster Ordnung. Hinter dem 8. Nephrostom rechts und dem 7. Nephrostom links beginnt der zweite Abschnitt. Derselbe ist ausgezeichnet durch eine Vornierenkammer. Wiedersheim lässt dieselbe entstehen durch das Heraufwachsen des Peritoneums von der ventralen Nephrostomenlippe am Glomus, zwischen ihm und dem Mesenterium (pag. 431). Durch dieses Heraufwachsen des Peritoneums werden die Nephrostomata und der

Glomus, der in Form und Grössenentwickelung wohl schwankt, aber stets ein ununterbrochenes Organ darstellt, von der übrigen Leibeshöhle abgeschlossen. Alle (6 links, 8 rechts) Nephrostomata dieses Abschnittes bezeichnet Wiedersheim als Nephrostomata zweiter Ordnung. Bei dieser Verlagerung der Nephrostomenmündung in ein Leibeshöhlendivertikel handelt es sich nach Wiedersheim offenbar um keine ursprünglichen, sondern um später erworbene Verhältnisse. Weiter kaudalwärts ändern sich die Verhältnisse ganz allmählich. Der immer noch einheitliche Glomus bewahrt allerdings eine Zeitlang noch seine frühere Lage auf der medialen Seite des Exkretionsorganes und dies gilt auch für den nunmehr dorsalwärts schauenden Trichtermund. Nach einer gewissen Strecke aber erscheinen einzelne Teile des Glomus von der Hauptmasse wie abgesprengt und noch etwas weiter kaudalwärts sieht man auf das deutlichste, wie durch Einwachsen von Scheidewänden aus dem grossen Glomus viele einzelne Glomeruli geworden sind. Mit jedem, der so entstandenen Malpighischen Körperchen steht ein Drüsenschlauch durch ein Nephrostom in Verbindung. Diese letzteren Nephrostomata bezeichnet Wiedersheim als Nephrostomata dritter Ordnung. Alle drei Nephrostomenarten sind morphologisch gleichwertig.

Semon (92) beschreibt an Ichthyophis glutinosus eine Vorniere, deren Morphologie den vollkommensten Einblick in den eigentlichen Bau einer Vorniere gewähren soll. Die voll ausgebildete Vorniere dieses Tieres besitzt 12—13 segmental angeordnete Vornierenkanälchen, die mit Ausnahme der oder des letzten rudimentär angelegten oder bereits zurückgebildeten Kanälchen sämtlich den Vornierengang erreichen und in ihn einmünden. Mit dem Cölom steht jedes mittelst zweier Trichter in Verbindung. Der eine Trichter (Innentrichter) mündet in eine Vornierenkammer, der andere (Aussentrichter) in die allgemeine Leibeshöhle. Die Vornierenkammer liegt lateral von der Aorta

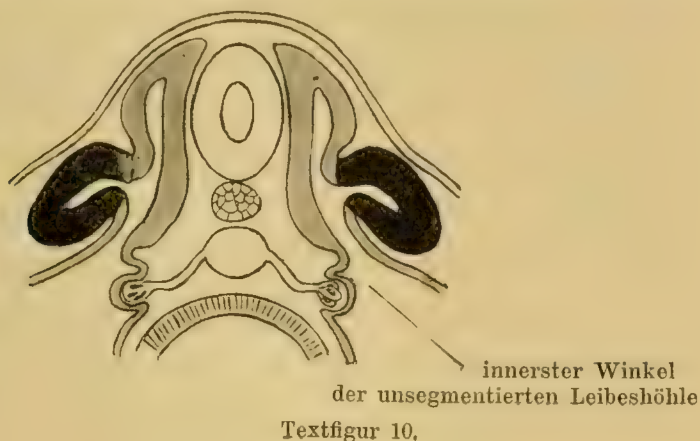
und ist bis auf ihr proximales Ende, das durch einen langen schmalen Längsspalt mit der Leibeshöhle kommuniziert, vollständig von derselben abgeschlossen. Das Leibeshöhlenepithel setzt sich an der Kommunikationsstelle ununterbrochen und ohne Veränderung in das der Vornierenkammer fort. Das Lumen der Vornierenkammer zeigt bedeutende Schwankungen im Längsverlauf. Immer da, wo ein Innentrichter einmündet, erweitert sich der Hohlraum beträchtlich. In den dazwischenliegenden Partien verengt er sich wieder bis zur Berührung seiner dorsalen und ventralen Wandung. Diese Verengerung rührt daher, dass an dieser Stelle eine vorläufig noch solide, segmentale Gefässsprosse aus der Aorta, die dorsale gegen die ventrale Wand hin einstülpt. Eine Wundernetzbildung am Ende der segmentalen Gefässsprossen ist noch nicht erfolgt. Die Entwickelung der Vornierenkammer denkt sich Semon — Präparate besitzt er leider nicht — in zwei Hauptetappen erfolgt, die zweifelsohne auch zwei phylogenetisch aufeinander folgenden Zuständen entsprechen.

1. Die Querkanäle der Vorniere münden direkt durch einen Trichter (Innentrichter) in den innersten Winkel der unsegmentierten Leibeshöhle. Jeder Trichtermündung gegenüber hat sich ein Glomerulus aus der Aorta in die Leibeshöhle ausgestülpt und ragt frei in diese hinein (Textfigur 10).

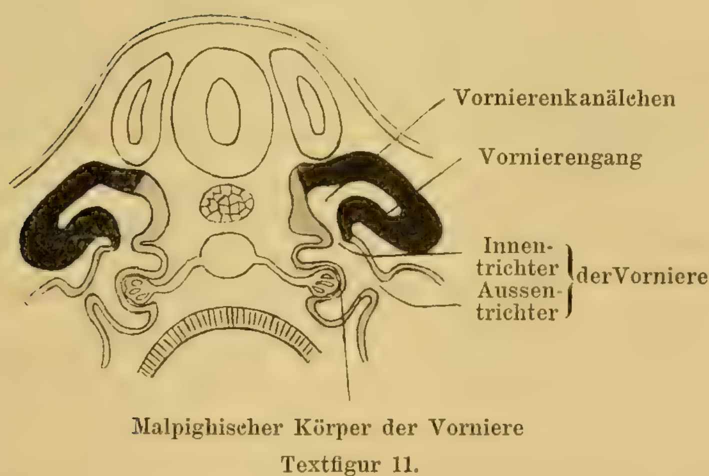
2. Jener innerste Winkel der Leibeshöhle, in den die Trichter der Vorniere münden, hat sich der Länge nach von der übrigen Leibeshöhle abgeschnürt. Das abgeschnürte Divertikel mitsamt seinen Glomeruli bezeichnen wir als Malpighischen Körper der Vorniere. Nur da, wo die Trichter einmünden, ist der Verschluss unterblieben, indem sich eine offene, wimpernde Kommunikation zwischen freier Leibeshöhle und Trichtermündung erhalten hat. Diese Kommunikation stellt sich in späteren Stadien als ein besonderer Trichter (Aussentrichter) dar, welcher nicht mehr direkt von der offenen in die abgeschnürte Leibes-

höhle führt, sondern von der offenen Leibeshöhle in den Innentrichter (Textfigur 11).

War die Deutung, welche Balfour und Parker der Vornierenkammer von Lepidosteus geben, eine geschraubte und nicht sehr wahrscheinliche, so gilt das noch viel mehr von dieser



Textfigur 10.



Textfigur 11.

Figurenerklärung: Pausen nach Semons schematischen Figuren (Taf. XIV, Figuren 55 und 56), um die Entstehung der Vornierenkammer zu zeigen. Grau: die Wand der präexistierenden Leibeshöhle, schwarz: die Wand der ausgestülpten (sekundären) Leibeshöhle. Bezeichnung nach Semon.

Darstellung Semons. Der springende Punkt in der Semonschen Hypothese ist die Bildung der Aussentrichter bei dem sekundären Abschluss der Vornierenkammer von der Leibeshöhle. Sehen wir uns das Beweismaterial Semons an! An dem jüngsten Embryo von Ichthyophis ist die sekundäre Abschnürung der

Vornierenkammer bereits vollzogen und nur noch das proximale Ende derselben direkt mit der freien Leibeshöhle durch einen langen schmalen Längsspalt in Verbindung (pag. 93) (aus diesem schmalen Längsspalt wird allerdings im vergleichenden Teile (pag. 152) ein weiter Längsspalt). Ichthyophis liefert also für die Semonsche Theorie keinen Beweis. Bei Crocodil. biporcat. und Chelon. mid. fehlen gleichfalls die entscheidenden jüngsten Stadien, ebenso fehlt für die Balfour-Parkersche Annahme bei Lepidosteus der entwickelungsgeschichtliche Beweis. Die Beardschen Ergebnisse bei Lepidosteus sprechen direkt gegen die Semonsche Theorie, so bleiben also für Semon nur die Amphibien und Petromyzonten übrig. Aber gerade hier wird Semon von den Thatsachen vollständig in Stich gelassen. Gerade da, wo der entwickelungsgeschichtliche Beweis für die Semonsche Hypothese in aller Vollständigkeit geführt werden könnte, gerade da ist er unmöglich, weil die Entwickelung anders verläuft. Semon muss selbst zugeben (92, pag. 153), dass bei Urodelen und Anuren die Ausbildung der Aussentrichter unterbleibt. Allerdings fügt er in einer Anmerkung bei: „ich habe übrigens zuweilen auch an der Vorniere von Salamandra maculata Aussentrichter gefunden.“ Über Ammocoetes heisst es bei Semon (90, pag. 461): „Nur bei Ammocoetes fand ich Andeutungen, die für die Entstehung solcher doppelter Trichtermündungen (wie bei Ichthyophis) sehr bemerkenswert sind. Zwar schnürt sich bei Ammocoetes der dorsale, den Glomerulus führende Abschnitt der Leibeshöhle nicht von der übrigen Leibeshöhle ab, aber eine gewisse Sonderung ist auch hier unverkennbar. Man findet nun, dass die Trichter bald mehr ventral in den Glomerulusabschnitt bald mehr lateral in die offenen Teile der Leibeshöhle münden, ja bei einem Embryo fand ich eine vollkommene Zweiteilung des Trichters, die ungezwungen zu den Verhältnissen bei Ichthyophis hinüberleitet.“ In Fig. 2, pag. 457 giebt Semon (90) den betreffenden Querschnitt wieder. Wir sehen auf ihm

die Vorniere mit ihrer Drüsenmasse in die Leibeshöhle vorspringen, das Nephrostomalkanälchen teilt sich und mündet mit einem Trichter auf der inneren Seite der vorspringenden Vornierenfalte mit dem anderen auf der Aussenseite derselben.

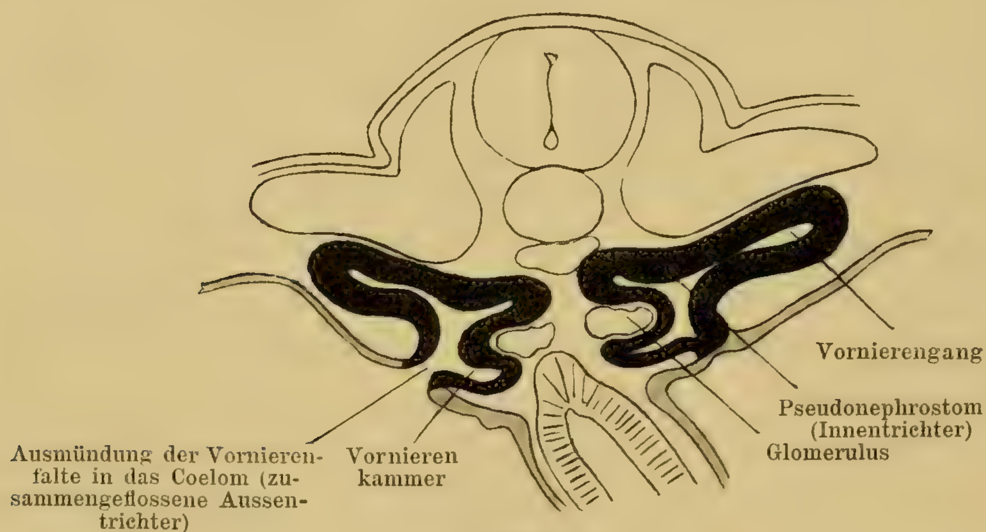
Das sind die beiden einzigen Thatsachen, die Semon zu seinen Gunsten anführt. Die erste Thatsache ist bis jetzt von keinem andern Beobachter gesehen worden, bedarf noch der Bestätigung und wenn diese käme, so handelt es sich immer nur um einen einzelnen zufälligen Befund, der an der Thatsache nichts ändert, dass überall bei den Amphibien bei dem sekundären Abschluss der Vornierenkammer keine Aussentrichter gebildet werden. Die zweite Thatsache, die doppelten Trichter bei Petromyzon, spricht direkt gegen Semon. Ist der äussere Trichter seines Ammocoetes einem Aussentrichter von Ichthyophis vergleichbar, so würde dadurch nur der Beweis erbracht sein, dass die Vornierenkammer nicht abgeschlossen wird und trotzdem ein Aussentrichter vorkommt. Mithin hat die Bildung eines Aussentrichters nichts mit dem sekundären Abschluss der Vornierenkammer zu thun. Wie diese Verhältnisse von Petromyzon ungezwungen zu den von Semon hypothetisch angenommenen Entwickelungsverhältnissen von Ichthyophis hinüberleiten sollen, ist mir nicht ganz verständlich.

Der Zufall hat es gefügt, dass die erste Vornierenkammer bei den Amphibien entdeckt wurde und nun wurde die Vornierenkammer der übrigen Vertebraten mit mehr oder weniger Gewalt in das Amphibienschema eingepresst. Goette deutet die Verhältnisse der Forellenvorniere nach seiner bei den Amphibien vorgefassten Meinung, Balfour-Parker erklären die Vornierenkammer von Lepidosteus nach dem von Goette konstruierten Forellenschema und auch Semon stellt seine Theorie auf, um die Verhältnisse von Ichthyophis nach den Verhältnissen bei den Amphibien zu erklären. Man ist fast geneigt von einer

Amphibienbrille zu sprechen, die eine unbefangene und natürliche Deutung der übrigen Vornierenkammern unmöglich machte.

Ich rekapituliere zunächst an der Hand einer schematischen Zeichnung, die entsprechend den Semonschen Zeichnungen, entworfen wurde, meine Befunde bei den Salmoniden.

Die primäre Vornierenfalte entsteht aus dem Zusammenfluss der rudimentären Vornierenkanälchen. Die Vornierenkanälchen entstehen durch Ausstülpung der Leibeswand; wir müssen daher



Textfigur 12.

Figurenerklärung: Schema der Vornierenkammerentwickelung bei der Forelle (Kombination der Tafelfiguren 7 und 8). Die Wand der präexistierenden Leibeshöhle grau, die der ausgestülpten (sekundär gebildeten) Leibeshöhle schwarz.

die primäre Vornierenfalte als ausgestülpte, als sekundäre Leibeswand auffassen, die Lichtung der Falte ist neugebildete, nicht präexistierende Leibeshöhle. Dieser Auffassung entsprechend sind die Farben der Textfigur 12 eingetragen. Auf der linken Seite ist die primäre Vornierenfalte noch in offener Kommunikation mit der Leibeshöhle gedacht, auf der rechten von ihr abgeschnürt. Wir könnten auch bei der Forelle die Semonsche Nomenklatur anwenden, der Aussentrichter wäre repräsentiert durch die Ausmündung der Vornierenfaltenlichtung in die Leibeshöhle, der

Innentrichter durch das Pseudonephrostom. Was also aus der primären Vornierenfalte hervorgeht, ist einem ausgestülpten Stück Coelomwand gleichzusetzen. Aus der primären Vornierenfalte entsteht durch sekundäre Einfaltung der kraniale Abschnitt des primären Harnleiters (dem Sammelgang der übrigen Vertebraten vergleichbar) und die Vornierenkammer (den zusammengeflossenen Vornierenkanälchen vergleichbar). Die Öffnung, durch welche die Lichtung der Vornierenkammer mit der allgemeinen Leibeshöhle kommuniziert, entspräche den zusammengeflossenen Nephrostomata der Vornierenkanälchen. Die Vornierenkammer der Salmoniden entsteht also innerhalb der Vornierenkanälchen, sie ist kein Teil der präexistierenden Leibeshöhle, sondern eine Ausstülpung derselben. Die Vornierenkammer der Salmoniden und die der Amphibien sind also ontogenetisch zwei vollständig verschiedene Gebilde, die niemals mit einander homologisiert werden können, sie verhalten sich zu einander wie Leber oder Pankreas zum Darmrohr. Wir sind deshalb gezwungen, zwei Arten von Vornierenkammern streng auseinander zu halten, eine innere (Salmoniden) und eine äussere (Amphibien), wie wir ja auch innere und äussere Glomeruli von einander trennen. Mit dieser scharfen Trennung zwischen Salmoniden- und Amphibienvornierenkammer bin ich in Übereinstimmung mit C. K. Hoffmann (86) und Rosenberg (67). Beide Autoren lassen den Glomerulus sich in das blinde Ende des primären Harnleiters einstülpen. Die Vornierenkammer entsteht also nach beiden Autoren durch Erweiterung des blinden Endes des primären Harnleiters und niemals durch Abschnürung eines Teiles der Leibeshöhle. Hoffmann (86, pag. 621) leugnet noch ausdrücklich die Homologie der Vornierenkammer der Teleostier und der der Amphibien. Field (91, pag. 267), welcher eingehend Hoffmanns Standpunkt bespricht, hält denselben für unhaltbar im Lichte der vergleichenden

Forschung (richtiger: in Anbetracht der Verhältnisse bei den Amphibien). Das ist kein Grund für uns, Hoffmanns Standpunkt für unrichtig zu halten; Thatsachen können nur durch Thatsachen widerlegt werden, die Hypothesen haben sich nach den Thatsachen zu richten und nicht umgekehrt. Fields weitere Annahme, dass — die Richtigkeit der Hoffmannschen Angaben zugegeben — das vordere blinde Ende des primären Harnleiters eine zusammengesetzte Struktur aufweist und den Nephrostomolkanal samt Vornierenkammer repräsentiert, ist richtig, ändert aber nicht die Thatsache, dass letztere nichts mit der präexistierenden Leibeshöhle zu thun hat.

Mehr als die Existenz einer inneren Vornierenkammer, entstanden durch Einbuchtung der primären Vornierenfalte, können wir bei den Salmoniden wegen der starken sekundären Veränderungen nicht beweisen. Ich bespreche daher zunächst die Verhältnisse bei den Ganoiden. Über die Verhältnisse bei Lepidosteus habe ich bereits berichtet. Betrachten wir diese Vornierenkammer als eine innere, so sind die Verhältnisse der Textfigur 9 sofort in natürlicher Weise zu erklären. Nephrostomalkanälchen und Hauptkanälchen entsprechen dem ehemaligen Vornierenkanälchen, die Vornierenkammer ist im Verlaufe des Kanälchens selbst entstanden, das Nephrostom, d. h. die ehemalige Ausgangsstelle des Vornierenkanälchen von der Somatopleura würde durch die Mündung des Nephrostomalkanälchens in die Leibeshöhle repräsentiert. Gegen diese Deutung würde nur eine Angabe der beiden Autoren sprechen, dass das Nephrostomalkanälchen anfangs nicht zu sehen ist, we have not detected with certainty at this stage a communication between the two (Vornierenkammer und Cölom). Wir werden gleich sehen, dass diese Beobachtung wahrscheinlich unrichtig ist. Beards (89) Angaben stellen eine willkommene Ergänzung dar. Das allerwichtigste der Beardschen Beobachtung ist die Mitteilung über die Entstehung der Vornierenkammer im Verlaufe

des Vornierenkanälchens und das Vorhandensein von zwei Vornierenkammern auf einer Seite, entsprechend den zwei persistierenden Vornierenkanälchen. In seiner neuesten Mitteilung behauptet allerdings Beard (94), beeinflusst durch die Semonschen Befunde bei Ichthyophis, dass die Vornierenkammer von Lepidosteus ein vollständig abgeschnürter Teil der Leibeshöhle wäre, über das Vorhandensein von zwei Vornierenkammern auf einem frühen Entwickelungsstadium spricht er sich nicht aus. Er schreibt nur, dass der Glomerulus der Vorniere, wie bei der von Jungersen beschriebenen Vorniere von Acipenser in eine Reihe von Lappen zerfällt. Jungersen (93) beschreibt, dass bei Acipenser durch die Lappen des Glomerulus die Vornierenkammer in eine Reihe kleinerer Kammern geteilt wird und zwar eine Kammer für jeden Trichter. Ich habe Gelegenheit gehabt, Amia calva zu untersuchen, die Exemplare verdanke ich Herrn Kollegen Schaper in Boston. Ich habe nur wenige Stadien zur Verfügung, mir fehlen vor allen Dingen die ersten über die erste Entwickelung der Vorniere. Ich kann trotzdem einen Teil der Beardschen Angaben bestätigen. Eben ausgeschlüpfte Tiere besitzen eine Vorniere, die in allen Teilen mit der Teleostiervorniere übereinstimmt und nur in dem einen Punkt sich von ihr unterscheidet, dass die Verbindung der Vornierenkammer mit dem Cölom erhalten bleibt. Wir haben aber insofern eigentümliche Verhältnisse, als ein Hauptkanälchen, eine Vornierenkammer, jedoch zwei Nephrostomalkanälchen nachzuweisen sind. Die Nephrostomalkanälchen stimmen in dem einen Punkt genau mit den Nephrostomalkanälchen von Lepidosteus überein, als sie von dem Cölom aus direkt in die Vornierenkammer und nicht wie bei Ichthyophis zunächst in einen Trichterkanal führen. Bei etwas älteren Individuen, die gleichzeitig mit dem oben beschriebenen Exemplar demselben Nest entnommen und fixiert wurden, schwindet das zweite Nephrostomalkanälchen vollständig. Mit diesem meinem Befunde stimmt eine Angabe von Jungersen

überein. Derselbe (94, pag. 249 Anm.) fand bei einem Exemplar von Amia aus seinem zweiten Stadium (4—6 Tage alte Tiere von 10—11½ mm Länge) an der linken Vorniere, etwas hinter der Ausmündung des Aussentrichters, eine zweite flimmernde trichterförmige Einsenkung des Peritonealepithels, genau wie eine Trichtermündung aussehend. Jungersen hatte offenbar ein Stadium vor sich, wo die Rückbildung des zweiten Nephrostomalkanälchens mit der Loslösung desselben von der Vornierenkammer begann.

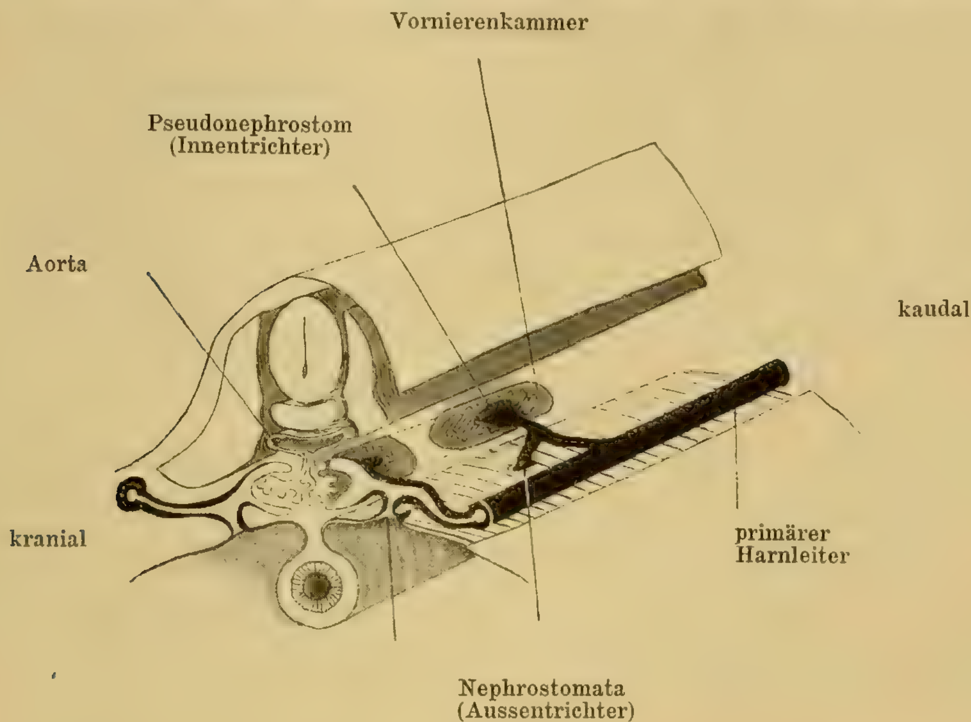
Ich denke mir die Entwickelung der Vornierenkammer bei Amia calva so, dass mehrere Vornierenkanälchen (sicher zwei) angelegt werden. Jedes Vornierenkanälchen entwickelt in seinem Verlaufe eine Vornierenkammer, in welche ein Glomerulus von der Aorta her eingestülpt wird.

Ich habe in der Textfigur 13 ein Schema der Ganoidenvorniere in diesem hypothetischen Entwickelungsstadium entworfen. Es ist ein Stück der vorderen Rumpfhälfte, die Vorniere enthaltend, rekonstruiert gedacht; in die linke Seite des Tieres ein Fenster eingeschnitten (näheres siehe Figurenerklärung). Der Embryo ist eben ausgeschlüpft und besitzt noch einen grossen Dottersack, die Leibeshöhle deshalb enorm gross. Die vordere Schnittfläche geht gerade durch das erste Vornierenkanälchen hindurch, sie ist genau nach einem Präparat gezeichnet, insofern aber schematisiert als Nephrostom und Pseudonephrostom, welche in der Serie nicht auf dem gleichen Schnitte liegen, auf ein und demselben Schnitt gezeichnet worden. Man sieht beide Vornierenkanälchen, ein jedes hat in seinem Verlauf eine Vornierenkammer entwickelt.

Die beiden Vornierenkammern verschmelzen miteinander (siehe die punktierte Linie in Textfigur 13) und gleichzeitig abortiert das hintere Hauptkanälchen, damit hätten wir die Verhältnisse erreicht, wie sie der oben beschriebene Amiaembryo zeigt. In der Textfigur 13 ist also nicht ganz einwandsfrei be-

wiesen die Trennung der beiden Vornierenkammern, hypothetisch angenommen das zweite Hauptkanälchen.

Mit dem Nachweis des zweiten Nephrostomalkanälchens bei Amia erscheinen die Untersuchungsergebnisse Beards in einem anderen Lichte und ich darf wohl die Kritik, die Field (91) an denselben übt, „entschieden ungenau" als nicht berechtigt



Textfigur 13.

Figurenerklärung: Schema der Ganoidenvorniere nach einer Idee von Stöhr, nach Präparaten von mir und Angaben von Beard (89) gezeichnet. Ein Stück der vorderen Rumpfhälfte, gerade die Vornierenregion enthaltend, ist rekonstruiert gedacht. In die linke Seite des Tieres ist ein Fenster eingeschnitten; es sind entfernt ein Streifen Ektoderm, das ventrale Drittel der linken Ursegmente, die Venenplexus der Vorniere uud das Mesenchym des retroperitonealen Raumes, so dass gleichsam auspräpariert nur der primäre Harnleiter, die beiden Vornierenkanälchen und die beiden Vornierenkammern zu sehen sind.

zurückweisen. Neuerdings scheint überdies Field seine Ansicht geändert zu haben, denn Jungersen (94, pag. 252, Anm. 10) giebt an, dass ihm Field mitgeteilt hätte, dass auch ein anderer Forscher, der im anatomischen Institut Freiburg gearbeitet hat, bei Lepidosteus mehrere Peritonealtrichter gefunden hat.

Die Frage über die Entwickelung der Vornierenkammer der Ganoiden ist heute noch nicht mit Bestimmtheit zu erledigen. Ich hoffe in nächster Zeit über genügendes Material zu verfügen und werde dann auf diesen Punkt eingehend zurückkommen. Immerhin machen die zum Teil einander bestätigenden, zum Teil ergänzenden Angaben der Existenz einer inneren Vornierenkammer bei den Ganoiden sehr wahrscheinlich.

Endlich möchte ich noch auf die von Jungersen (93) beschriebene Vorniere von Acipenser aufmerksam machen. Der primäre Harnleiter verbindet sich hier mit sechs Vornierenkanälchen. Von diesen sechs führen fünf in die Vornierenkammer, die von der Bauchhöhle vollständig abgeschlossen ist, der vorderste vor der Vornierenkammer in die offene Leibeshöhle. Wenn nach Jungersen die Vornierenkammer durch Abschnürung von der Leibeshöhle entsteht, warum wird das Stück Leibeshöhle, in welches der vorderste Trichter mündet, nicht auch abgeschnürt? Es wäre ja sonst der Trichter des vordersten Kanälchens, der unzweifelhaft ein äusserer ist, gleichwertig den Trichtermündungen der fünf übrigen in die Vornierenkammer, die sicher innere sind.

Nun ist mir in den letzten Tagen eine Arbeit von Price (96a, pag. 73; 96b, pag. 82/83) zugegangen, die in vollständiger Übereinstimmung mit meiner Annahme einer inneren Vornierenkammer steht. Price hat das seltene Glück, über drei Entwickelungsstadien (A, B, C) von Bdellostoma Stouti Lockington zu verfügen. Die Untersuchung der Nierenanlagen dieser Embryonen hat folgendes ergeben. Ich citiere genau: „Das Exkretionssystem erstreckt sich im Stadium A durch 69 Segmente. Im vordersten dieser Segmente, welches der Lage nach dem 11. Spinalganglion entspricht, findet man eine einfache Verdickung der Somatopleura. Im nächsten Segment bewirkt eine leichte Ausstülpung der Somatopleura die Anlage eines Vornierenkanälchens und diese ist durch eine verdickte Platte der Somato-

pleura mit einer gleichen Anlage des übernächsten Segmentes verbunden. Kaudalwärts sind die Kanälchen in der Entwickelung weiter vorgeschritten. Die sie verbindende Verdickung wandelt sich zunächst in einen Wulst und dann in einen nun völlig von der Somatopleura abgelösten Strang um. Dieser Strang ist der primäre Harnleiter. Die Mündungen der Kanälchen schieben sich eine kurze Strecke weit in den primären Harnleiter vor, ohne jedoch die gleiche Mündung des Nachbarkanälchens zu erreichen. Im letzten oder den letzten zwei Segmenten ist kein Kanälchen vorhanden. In einigen der am weitesten kaudal gelegenen Segmente haben die Kanälchen ihre Verbindung mit dem Cölom eingebüsst. Der primäre Harnleiter erstreckt sich in diesem Stadium ebenso weit, wie beim erwachsenen Tiere, kommt aber noch nicht mit dem Hypoblast in Berührung."

„Man kann also mit Bestimmtheit behaupten, dass das Nierensystem aus einer Serie von segmental angeordneten Ausbuchtungen der Leibeshöhle besteht, welche untereinander durch Verdickungen der Somatopleura verbunden sind."

„Die angeführten Thatsachen berechtigen uns, das ganze System als Pronephros zu deuten."

„Im Stadium B haben sämtliche Kanälchen, mit Ausnahme einiger vorderen, ihre Verbindung mit dem Cölomepithel eingebüsst. In den letzten 19 Segmenten sind die Vornierenkanälchen spurlos verschwunden. Dasselbe soll beim erwachsenen Tiere in grosser Ausdehnung der Fall sein. Der grösste Teil des primären Harnleiters wird dadurch, dass die Lichtungen der Vornierenkanälchen sich in denselben erstrecken, zum Rohre umgewandelt. Das hintere, noch massive Ende desselben ist mit dem Hypoblast in Berührung gekommen."

„Im Stadium C sind alle Spuren des exkretorischen Systems in den 20 vordersten jener 69 Segmente verschwunden. In den zunächst darauf folgenden, d. h. den unmittelbar hinter den

Kiemen gelegenen ein oder zwei Segmenten, haben sich die Vornierenkanälchen in die Kanälchen der beim erwachsenen Tiere von Weldon (84) beschriebenen Kopfniere umgewandelt. Im vorliegenden Stadium sind jedoch die Verhältnisse noch viel einfacher als beim erwachsenen Tiere. Die übrigen Kanälchen, ungefähr 30 an der Zahl, welche dem Mesonephros nach Weldon entsprechen, haben Glomeruli erhalten. Der primäre Harnleiter öffnet sich in die Kloake."

„Ich kann mit Bestimmtheit die Behauptung aufstellen, dass die von Weldon (84) als Pronephros und Mesonephros unterschiedenen Abschnitte beim erwachsenen Tiere sich aus einer in jeder Beziehung gleichartigen und einheitlichen Embryonalanlage differenzieren und dass der primäre Harnleiter im grössten Teile seines definitiven Verlaufes im Anschluss und in Verbindung mit der Anlage der Vornierenkanälchen entsteht."

Die Arbeit, deren Bestätigung leider einem glücklichen Zufall überlassen bleiben muss, ist von einschneidender Wichtigkeit für die Beurteilung der Nierenentwickelung. Nach ihr existiert bei Bdellostoma keine Urniere und, wenn wir diese Befunde auf Myxine übertragen, bei dieser Form nur eine ganz rudimentäre, ich meine hier die von W. Müller (75, pag. 113) beschriebenen bisher ganz rätselhaften dorsalen Kanäle der Vorniere.

Gegen die Auffassung Prices, dass auch der bisher als Urniere angesehene Nierenabschnitt eine Vorniere sei, wendet sich Semon (96) in seiner jüngst erschienenen Arbeit. Er schreibt pag. 187: „So sehr ich sonst mit Price übereinstimme, halte ich doch seinen Ausspruch: „Ich kann mit Bestimmtheit die Behauptung aufstellen, dass die von Weldon (84) als Pronephros und Mesonephros unterschiedenen Abschnitte beim erwachsenen Tiere sich aus einer in jeder Beziehung gleichartigen und einheitlichen Embryonalanlage differenzieren" in dieser Fassung für unhaltbar. An den Vornieren aller Kranioten, soweit dieselben nicht ganz rudimentär bleiben, haben wir drei

Elemente zu unterscheiden: den primären Harnleiter, die segmentalen Querkanälchen und den Malpighischen Körper, an den Urnieren zwei Elemente: die Urnierenkanälchen, die in den primären Harnleiter einmünden und die Malpighischen Körperchen. Price hat nun aber bloss gezeigt, dass die segmentalen Harnkanälchen, auch diejenigen, die sich in sehr jungen Stadien in den distalen Abschnitten des Exkretionssystems der Myxinoiden finden, Vornierenkanälchen sind. Über die Entstehung der Malpighischen Körperchen sagen seine bisherigen Angaben nicht das geringste. Dagegen habe ich durch Untersuchung von ausgebildeten oder nahezu ausgebildeten Myxinoiden bewiesen, dass bei ihnen Malpighische Körper der Vorniere und der Urniere in denselben Segmenten nebeneinander vorkommen, die da, wo sie am vollständigsten ausgebildet sind, noch in direktem Zusammenhang mit einander stehen. In dem Priceschen Material findet sich für die Feststellung der Entwickelung des Exkretionssystems zwischen Stadium B und C eine besonders empfindliche Lücke.“

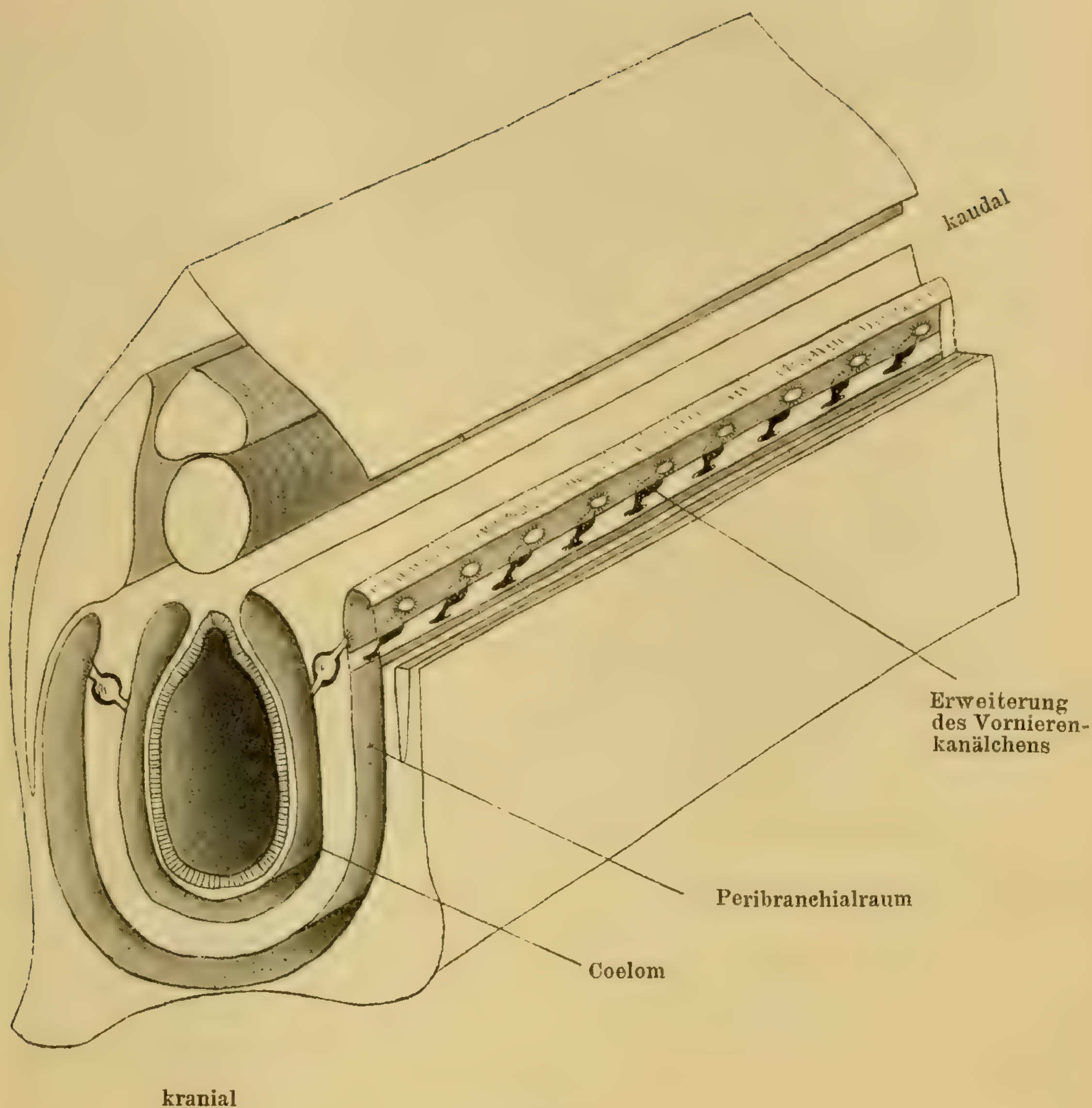
Für meine Zwecke muss ich nur Wert auf die segmentale Anlage der Glomeruli der Vorniere legen. Für mich ist der springende Punkt der: ist die Anlage des Malpighischen Körpers (Semon) der Vorniere eine einheitliche oder werden getrennte Körperchen angelegt, die erst sekundär mit einander verschmelzen. Da scheinen mir die Semonschen Beobachtungen eher für die Priceschen Angaben als gegen sie zu sprechen, denn Semon beschreibt getrennte Malpighische Körper, in dem einen Fall (Tafel 1, Fig. 4) sogar vier hintereinander. Wenn wir ferner sehen, dass in der Ontogenie der meisten Kranioten getrennte Glomeruli der Vorniere angelegt werden, wenn ferner nach Boveri (90, pag. 7) die Kiemengefässe des Amphioxus, welche als einfache, ziemlich enge Röhrchen durch die Kiemenstäbchen zur Aorta verlaufen, genau in jenem Bereiche, wo sie an der medialen Seite der an dieser

Stelle erweiterten (!) Vornierenkanälchen vorbeiziehen, nicht nur sehr beträchtlich anschwellen, sondern den Blutreichtum dieser Stellen auch noch durch Bildung von Anastomosen erhöhen, so spricht das alles mächtig zu Gunsten der Priceschen Auffassung. Auch scheint mir die Pricesche Darstellung in dem für uns wichtigen Punkt keine Lücke zu enthalten. Er kann nachweisen, dass in seinem Stadium B in 69 Segmenten Vornierenkanälchen angelegt werden. Er kann ferner an einem älteren Embryo C nachweisen, dass im 21. und 22. dieser Segmente die Vornierenkanälchen die Kopfniere liefern — das giebt Semon zu —, dass vom 23. Segment an genau wie Embryo B in jedem Segment ein Harnkanälchen liegt, in dessen blindes Ende ein Malpighischer Knäuel eingestülpt ist. Wem soll dieses Kanälchen anders entsprechen als dem Vornierenkanälchen des Embryo B im gleichen Segment.“ Es wäre doch wunderbar, wenn im 21. und 22. dieser Segmente die Vornierenkanälchen erhalten würden, vom 23. dieser Segmente an nicht mehr.

Wie das mit der weiteren Entwickelung wird, ob nicht dieses Myxinoid neben den von Price beschriebenen primären Kanälchen sekundäre, d. h. Urnierenkanälchen entwickelt, davon später.

Mit dieser Arbeit haben wir alle Etappen der Vornierenkammerentwickelung vor uns. Wir können deshalb für die Vornierenkammer folgendes hypothetisches Entwickelungsgesetz aufstellen, das vor anderen den einen Vorzug besitzt, dass sich für alle Etappen die thatsächlichen ontogenetischen Nachweise bringen lassen. 1. Die Vornierenkammer wird segmental angelegt, d. h. sie entsteht durch Erweiterung der einzelnen Vornierenkanälchen in ihrem Verlaufe (Amphioxus).

In Textfigur 14 gebe ich ein Schema der Vornierenkanälchen des Amphioxus wieder. Ein Stück der vorderen Rumpfhälfte ist rekonstruiert gedacht. Auf dem vorderen Begrenzungsschnitt ist wohl Medullarrohr, Chorda, Ursegment und Darm ohne weiteres zu erkennen, um dem Darm herum haben wir das



Textfigur 14.

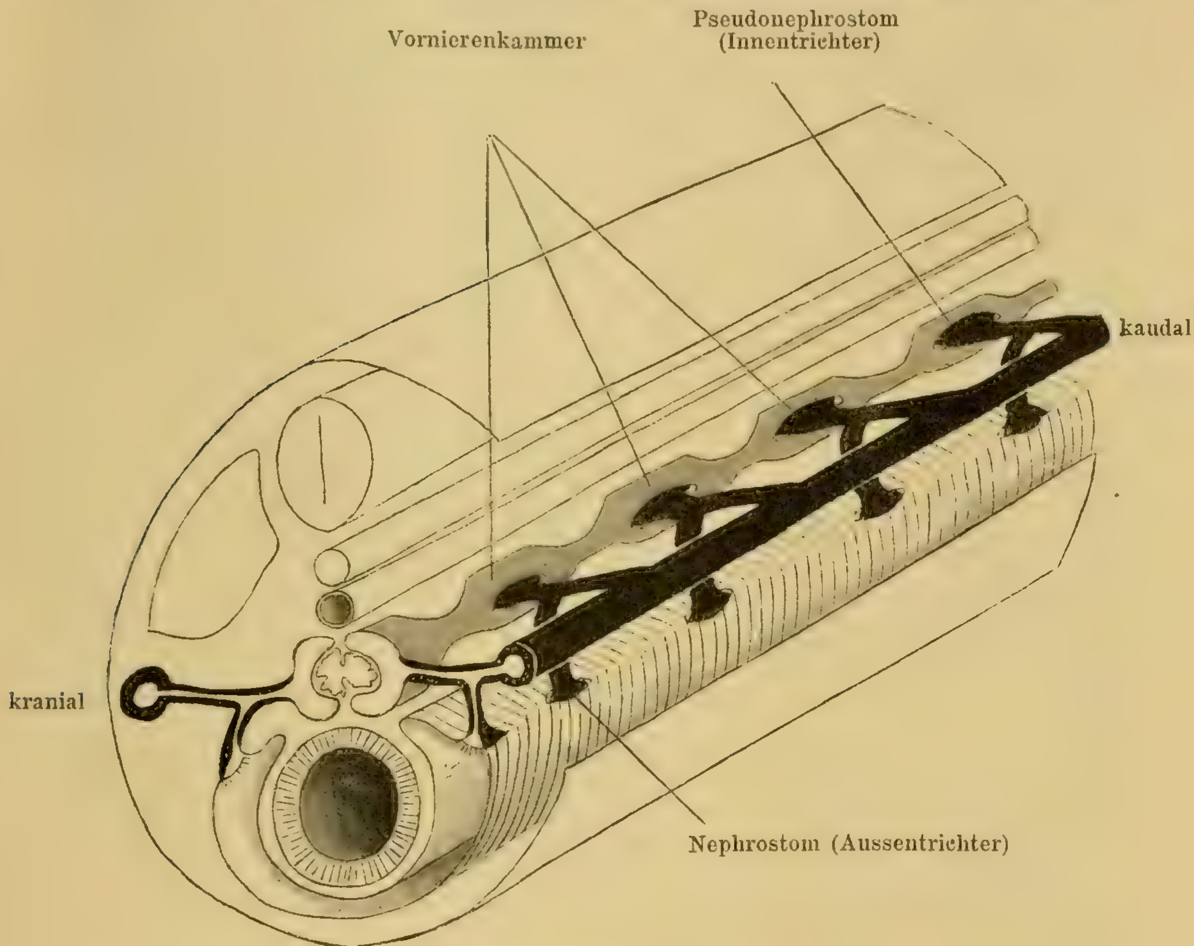
Figurenerklärung: Schema der Vornierenkanälchen des Amphioxus nach einer Idee von Stöhr, nach Zeichnungen und Angaben von Boveri (90) angefertigt. Es ist ein Stück der vorderen Rumpfhälfte des Tieres rekonstruiert gedacht. Alle die Figur unübersichtlich machenden, nicht zur Vorniere gehörigen Details (Aorten, Kiemen, Eikammern, Subbranchialgefäss) sind fortgelassen. In die linke Seite des Tieres ist ein Fenster eingeschnitten, um die von dem Coelom in den Peribranchialraum ziehenden Vornierenkanälchen zeigen zu können. Es ist weggeschnitten ein Stück Haut, der grösste Teil der linken Ursegmente und je ein Streifen aus der lateralen und medialen Wand des Peribranchialraumes. Man sieht direkt auf den Anfang des Vornierenkanälchens, verfolgt es bis zu seiner Anschwellung (bis hierher reicht die schwarze Farbe), dann tritt das Kanälchen hinter die an dieser Stelle nicht mehr ausgeschnittene mediale Wand des Peribranchialraumes (punktierte Linien), um dann dieselbe zu durchbrechen und in den Peribranchialraum zu münden (die Öffnung ist weiss gelassen und mit einem Wimperkranz versehen).

Coelom und um dieses wieder den Peribranchialraum; alle die Figur komplizierenden Details (Aorten, Kiemen, Eikammern, Subbranchialgefäss) sind fortgelassen. In die linke Seite des Tieres ist ein Fenster geschnitten (siehe Figurenerklärung). Man sieht den Abgang der Vornierenkanälchen von der Somatopleura, ihren Verlauf bis zur Anschwellung, dann verschwindet das Kanälchen hinter der medialen Wand des Peribranchialraumes und mündet mit trichterförmiger Öffnung in den Peribranchialraum.

2. In jede Erweiterung stülpt sich je ein segmentaler Gefässknäuel ein. (Bdellostoma [Price 96]. 3. Die einzelnen Erweiterungen verschmelzen untereinander und bilden eine einheitliche Höhle, die durch die Nephrostomalkanälchen mit der Leibeshöhle durch die Hauptkanälchen mit dem primären Harnleiter in Verbindung steht. (Amia calva, Lepidosteus [Beard 89].) Die Nephrostomalkanälchen und Hauptkanälchen können zum Teil abortieren (Amia calva). Die Vereinigung der segmentalen Vornierenkammern kann zum Teil nicht eintreten (Crocodilus biporcatus, Chelonia midas [Wiedersheim 90], Erklärung siehe unten). Mit diesem Entwickelungsgesetz können wir jetzt an die beschriebenen Vornierenkammern, deren Entwickelung unbekannt ist, herantreten. Ichthyophis passt vollständig in unser Schema ein.

Auch hier gebe ich in Textfigur 15 ein Schema der Vorniere. Man sieht einen Teil der vorderen Rumpfhälfte ($4^1/_2$ Segmente) rekonstruiert. In die linke Seite des Tieres ist ein Fenster geschnitten (siehe Figurenerklärung zu Textfigur 15). Die vordere Schnittfläche geht gerade durch die Mitte eines Vornierenkanälchens und einer Vornierenkammeranschwellung. Diese segmentalen Anschwellungen, welche die Vornierenkammer zeigt, sind die letzten Andeutungen der Anlage aus einzelnen Abschnitten. (Diese segmentalen Anschwellungen könnten natürlich auch sekundär aus der verschmolzenen Vornierenkammer entstanden sein). Die Aussentrichter entstehen nicht

durch segmentweisen Verschluss der Leibeshöhle, sondern stellen die Nephrostomalkanälchen dar; ihre Mündung in die Leibeshöhle sind echte Nephrostomata, gleichwertig den Nephro-



Textfigur 15.

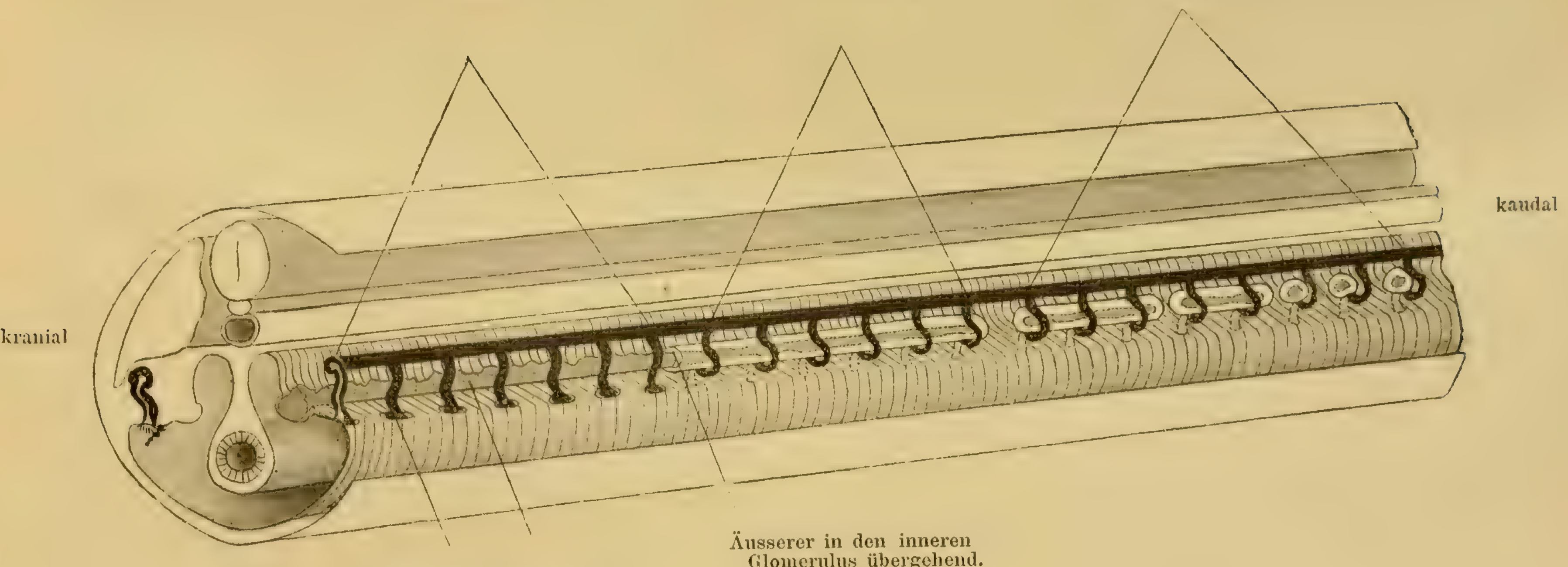
Figurenerklärung: Schema eines Theiles der Vorniere von Ichthyophis glutinosus nach einer Idee von Stöhr, nach den Abbildungen und Angaben von Semon (92) angefertigt. Es ist ein Teil der vorderen Rumpfhälfte (im Ganzen 4 ½ Segmente) rekonstruiert gedacht. In die linke Hälfte des Tieres ist ein Fenster geschnitten, entfernt wurden: ein Stück Ectoderm, die linken Ursegmente, der Venenplexus und das retroperitoneale Mesenchym, so dass man gleichsam auspräpariert den primären Harnleiter, die Vornierenkammer und die Vornierenkanälchen sieht.

stomata der Amphibienvorniere. Die Innentrichter sind keine echten Nephrostomata, sie entsprechen der Einmündung der Hauptkanälchen in die Vornierenkammer, dem Pseudonephrostom der Forellenvorniere. Wie die vordere Kommunikation der Vor-

nierenkammer zu erklären ist, dafür liegen verschiedene Möglichkeiten vor. Ob dieselbe einem Nephrostomalkanälchen entspricht, zu dem kein Hauptkanälchen gehört, ob die Öffnung entstanden ist durch Verstreichung eines vordersten Vornierenkanälchens durch einen eingeleiteten Rückbildungsprozess, kann ich nicht sagen. Semon bildet weder die Kommunikationsöffnung ab, noch beschreibt er sie so, wie es unsere Zwecke verlangten.

Etwas schwieriger gestaltet sich die Erklärung der Vornierenkammer von Crocodilus biporcat. und Chelon. midas. Auch hier habe ich versucht, das Verständnis der etwas komplizierten Verhältnisse durch ein Schema zu erleichtern. Es ist derjenige Teil des Embryo, welcher die drei Harndrüsenabschnitte enthält, rekonstruiert gedacht. In die linke Seite des Embryo ist ein Fenster eingeschnitten (siehe Figurenerklärung zu Textfigur 16). Man sieht von links und etwas von oben auf den retroperitonealen Raum. Die Vorniere wird nach dem verschiedenen Verhalten der Vornierenkanälchen und der Vornierenkammer in drei Abschnitte gegliedert. Der zweite Abschnitt ist am leichtesten zu erklären. Die einheitliche Vornierenkammer (in Textfigur 16 weiss gelassen, grau der durchschimmernde Glomerulus) ist entstanden durch Verschmelzung der einzelnen Vornierenkammern oder -bläschen, welche sich im Verlauf der Vornierenkanälchen entwickelt haben. Die Nephrostomalkanälchen — in Textfigur 16 punktiert angegeben — sind wie bei den Salmoniden zurückgebildet. Die Nephrostomata zweiter Ordnung wie sie Wiedersheim nennt, sind keine echten Nephrostomata, sie sind Pseudonephrostomata, weil sie in die Hauptkanälchen führen (in der Textfigur 16 schwarz).

Im ersten Abschnitt haben wir keine Vornierenkammerentwickelung (die vordersten Vornierenkanälchen von Bdellostoma und Myxine besitzen auch keine Glomeruli). Auf den freien Glomerulus komme ich in Zusammenhang mit den der übrigen



Textfigur 16.

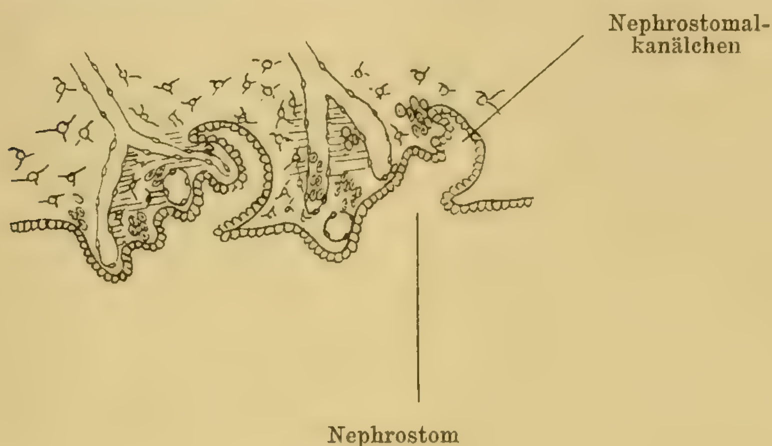
Figurenerklärung: Schema der Vorniere von Crocodilus biporcatus nach einer Idee von Stöhr, nach Zeichnungen und Angaben von Wiedersheim (90) angefertigt.

Derjenige Rumpfabschnitt, welcher die drei Abschnitte der Harndrüse enthält, ist rekonstruiert gedacht. In die linke Seite des Embryo ist ein Fenster eingeschnitten, es sind entfernt: ein Teil des Ectoderms, die linken Ursegmente, der Venenplexus und das Mesenchym im retroperitonealen Raum, so dass man gleichsam auspräpariert den primären Harnleiter, den äusseren Glomerulus, die Vornierenkammer und die Vornierenkanälchen sieht.

Vertebraten zu sprechen. Die Nephrostomata I. Ordnung nach Wiedersheim sind also echte Nephrostomata. Der dritte Abschnitt der Vorniere dieser beiden Reptilien wäre dann noch teilweise Vorniere im ganz ursprünglichen Zustand, nur dass sie ebenso wie die von Bdellestoma die Nephrostomalkanälchen verloren hat; ich habe dieselben punktiert in die Textfigur eingetragen. Wir kommen damit zu einer Beurteilung der Nierenverhältnisse dieser beiden Tiere, auf die ich erst im Abschnitt: Verhältnis zwischen Urniere und Vorniere eingehen kann. Wir könnten somit alle Vornierenkammern mit Ausnahme der von den Amphibien und Petromyzonten als innere erklären. Die Vornierenkammern dieser beiden Klassen sind sekundäre Bildungen, wie das ihre vorübergehende Existenz beweist und ohne Einfluss auf die Beurteilung der Verhältnisse der Vorniere. Wer daher bei einer Hypothese über die Entwickelung der Vornierenkammer von den Amphibien ausgeht, wird sich von Anfang an auf einem Irrwege befinden.

Ich will noch mit wenig Worten auf den äusseren Glomerulus und sein Verhältnis zum inneren eingehen. Ich beginne dabei wieder mit den Verhältnissen bei der Forelle. In Figur 7 sieht man zwischen der Abschnürungsstelle der primären Vornierenfalte und der Splanchnopleura des Darmes eine Faltenbildung. Links ist die Falte deutlich, rechts zunächst nur durch eine Verdickung der Splanchnopleura angedeutet. Der Schnitt stellt die Falte im Beginne ihrer Erhebung dar, sie erstreckt sich über eine ganze Reihe von Schnitten, findet sich aber nur im Bereiche der primären Vornierenfalte. Je weiter kaudalwärts in der Serie wir sie verfolgen, um so mehr buchtet sie sich gegen die Leibeshöhle vor und bildet schliesslich auf den Querschnitt eine deutliche Falte, welche dorsal und ventral über ihren Stiel überhängt, mittelst welchen sie mit dem Splanchnopleuraüberzug des Darmes zusammenhängt. Im Innern der Falte sieht man Rundzellen, welche man stets als Vorläufer der Glome-

rulusbildung antrifft. Die Rundzellen bilden eine lockere Masse, welche mit dem Endothelrohr des Eigengefässes des Glomerulus zusammenhängt. Die Falte ist auf beiden Seiten nicht gleich stark entwickelt, die rechte Falte (in der Fig. 7 links gelegen) ist immer stärker entwickelt als die linke. Nach den Bildern, welche die Entwickelung des Glomerulus bei Anuren und Hühnchen bietet, entspricht diese Faltenbildung der Splanchnopleura der Anlage eines äusseren Glomerulus. Wir hätten also bei diesem Forellenembryo beide Glomeruli, inneren und äusseren, in der Anlage gegeben. Beide Glomeruli liegen dicht neben-



Textfigur 17.

Figurenerklärung: Kopie aus Sedgwick (81) Tafel XXVI Fig. 22.

einander, sie sind nur dadurch von einander zu scheiden, dass der innere ein geschlossenes Endothelrohr besitzt, der äussere nicht. Diese Verhältnisse erinnern sofort an die sogenannten Übergangsglomeruli, wie wir sie seit Sedgwick (81) an der Grenze zwischen Vorniere und Urniere des Hühnchen kennen. Ein jeder dieser Glomeruli der Übergangszone zerfällt in zwei Teile, die aber nur als getrennte Schlingen eines einheitlichen Organes aufzufassen sind. Die innere Schlinge buchtet das Vornierenkanälchen ein, die äussere stülpt dicht neben dem Nephrostom die Splanchnopleura in die Leibeshöhle vor. Ich verweise hier namentlich auf den Längsschnitt durch die Übergangszone,

welchen Sedgwick (81) giebt (s. Textfig. 17). Ich bin daher geneigt, gar keinen Unterschied zwischen äusseren und inneren Glomerulus zu machen, sondern beide Arten als Abkömmlinge ein und derselben Mutteranlage zu betrachten. Das Feld der Mutteranlage findet sich bei der Forelle zwischen den primären Vornierenfalten, dem Darm und der Splanchnopleura. Die Ausbildung der Mutteranlage hängt von dem Platze ab, den dieses Feld bietet, so werden von vornherein mechanische Verhältnisse die Grösse des Organs bestimmen. Wie kommt es nun, dass aus dieser Mutteranlage einmal ein innerer, das andere Mal ein äusserer Glomerulus hervorgeht? Warum entwickelt die Forelle nicht beide Arten, da sie doch in der Anlage vorhanden sind? Ich habe oben hervorgehoben, dass nicht der Glomerulus die Vornierenkammer einstülpt, sondern dass die Vornierenkammer um den Glomerulus mit ihrem ventralen Horn herumwächst. Man braucht nur die Figuren 7 und 8 zu vergleichen und in Figur 7 das ventrale Horn sich eingezeichnet zu denken, so wird sofort klar, dass das ventrale Horn die Glomerulusanlage durchschneidet und so den inneren umfasst, den äussern ausschliesst; so kann nur die innere Anlage funktionieren, die äussere nicht, infolgedessen kommt nur die innere Anlage zur Ausbildung. Einen gleichen Schluss lassen die Verhältnisse bei Crocodilus biporcat. und Chelon. mid. zu (s. Textfig. 16). Wir haben bei beiden Tieren in dem ersten Abschnitt, welcher die Nephrostomata erster Ordnung enthält, einen rudimentären äusseren Glomerulus, im zweiten Abschnitt, welcher eine Vornierenkammer besitzt, einen inneren Glomerulus. Im ersten Abschnitt kommt es zu keiner Bildung einer Vornierenkammer, deshalb wird auch die Glomerulusanlage nicht umwachsen, kann sich daher ungehindert ausdehnen, im zweiten Abschnitt kommt es zur Umwachsung und damit zur Abdrängung von der Leibeshöhle und zur Ausbildung eines inneren Glomerulus. An der Grenze zwischen erstem und zweiten Abschnitt geht der äussere in den inneren Glomerulus

über, als Beweis, dass sie einem und demselben Mutterboden entstammen.

Wo innerhalb des Vornierenkanälchens eine Vornierenkammer entwickelt wird, kommt es zur vollen Entfaltung der Vorniere. Das Fehlen der Vornierenkammer bedeutet entweder eine mangelhafte Ausbildung oder eine Rückbildung (durch Verstreichung des Nephrostomalkanälchens und der Kammer). Wo also ein äusserer Glomerulus gefunden wird, haben wir es mit rudimentären, oder nicht mehr funktionierenden Vornieren zu thun. Ein äusserer Glomerulus kommt vor bei Selachiern, Petromyzonten, Amphibien, Vögeln (im kranialen Gebiet), Crocodil. biporcat. und Chelon. mid. (im kranialen Gebiet); diese sämtlichen Vornieren oder Vornierenabschnitte sind rudimentär, rückgebildet oder wenigstens wie die Amphibienvorniere stark reduziert. Je höher dagegen Funktion und Ausbildung der Vorniere, um so besser ist die Vornierenkammer entwickelt (Ganoiden, Salmoniden, Ichthyophis, Crocodil. biporcat. und Chelon. mid. [kaudaler Abschnitt]).

Ob die Mutteranlage für inneren und äusseren Glomerulus segmentiert oder nicht, ist eine schwer zu entscheidende Frage, da die an gut entwickelten Vornieren auftretende Segmentation ebenso gut durch die Anlage des Glomerulus selbst wie durch die Segmentierung der Vornierenkanälchen bedingt sein kann, welche die einheitliche Anlage in segmentierende Abschnitte trennt. Die ganze Art der Entwickelung der Glomeruli innerhalb des Wirbeltierreiches spricht allerdings stark zu Gunsten einer von vornherein segmentalen Anlage.

Gehören nach unserer Darstellung innerer und äusserer Glomerulus untrennbar zusammen und stellen innere und äussere Vornierenkammer grundverschiedene Dinge dar, so ist das gleiche Adjectivum für beide Bezeichnungen zu verwerfen; ich schlage deshalb vor, die innere Vornierenkammer als echte, die äussere als Pseudovornierenkammer zu bezeichnen.

Entwickelung der Vena cardinalis post., des Sklerotoms und der Aorta.

Die Art und Weise des Ursprungs der Urnieren- und Nachnierenkanälchen, des lymphoiden Gewebes der Niere machten es notwendig, alles, was zwischen Chorda, Darm und den beiden primären Harnleitern liegt, genau auf seine Entwickelung zu untersuchen. Infolgedessen war ich gezwungen, die Anlage der Stammvene und der Aorta und da die letztere im Zusammenhang mit dem Sklerotom entsteht, auch dessen Entstehungsart zu bestimmen.

a) Vena cardinalis post. (Stammvene).

Über die Entwickelung der Stammvene kann ich mich kurz fassen. Die ältere Litteratur findet sich bei Ziegler (82, pag. 47 und 87, pag. 643 u. 654) zusammengestellt. Ziegler ist der erste Autor, welcher dieselbe richtig schildert. Er lässt sie aus zwei unter der Aorta gelegenen, von Oellacher (73, pag. 76 u. ff.) bereits früher als intermediäre Zellmasse bezeichneten Strängen hervorgehen, die sich in der Mittellinie vereinigen und so einen medianen unpaaren Stamm bilden, die Stammvene. Die Entstehung und Schicksale der sogenannten intermediären Zellmasse wurden bereits von Oellacher zum Teil richtig beschrieben, der allerdings ihre Beziehungen zu der Stammvene nicht kannte. Oellacher sieht sie in ihrem ersten Auftreten als eine Zellenmasse, welche nach oben an das Ektoderm, nach aussen an die bogenförmig ineinander übergehenden, verdickten medialen Enden der kurzen Peritonealplatten, nach innen an das Ursegment, nach unten an das Entoderm stösst und die mit den Ursegmenten wenigstens eines Ursprunges ist. Vorn endigt diese intermediäre

Zellmasse am hinteren Ende der Vorniere, nach hinten ist die Art und Weise ihrer Entstehung nicht zu bestimmen, also auch ihre Grenze nicht anzugeben. Im Laufe der Entwickelung tritt zunächst eine Verschiebung dieser intermediären Zellmasse unter das Ursegment ein, und endlich tritt eine Vereinigung beider Massen zu einer einheitlichen nächst der Medianebene gelegenen, im Querschnitt rundlichen Zellmasse ein, welche nach Oellacher als wahre Darmfaserplatte s. s. das Stroma für die Urniere und den Darm liefert. Ziegler (82) fügt der Oellacherschen Arbeit nur die wichtige Beobachtung zu, dass die vereinigten intermediären Zellenmassen die Vena cardinalis post. liefern. Über die erste Entstehung der intermediären Zellenmasse kommt er über die Angaben Oellachers nicht hinaus. Er kann überhaupt das ganze Gewebe unter der Chorda und zwischen den Vornierengängen nicht auseinander halten und so trennt er nicht zwischen Stammvene und Mesenchymgewebe, ja kommt geradezu zu der Behauptung (87, pag. 646): „Ich glaube, dass man die intermediäre Zellmasse vom Bildungsgewebe (damalige Bezeichnung Zieglers für das Mesenchymgewebe) nicht trennen darf, wenn das Gefäss ohne Inhalt (die Stammvene wird solid angelegt) angelegt würde, so müsste es ebenso wie die Aorta als ein Gebilde des Bildungsgewebes erscheinen. Ich bin auch keineswegs sicher, ob nicht jedes Ursegment an einer bestimmten Stelle mit der intermediären Zellenmasse von Anfang an in kontinuierlichem Zusammenhange steht.“ Auch in den Arbeiten Wenckebachs (85, 86) finden wir keine genaueren Angaben über den ersten Ursprung der intermediären Zellenmasse. Er bestätigt nur die Behauptung Zieglers, dass die intermediäre Zellenmasse zur Vena cardinalis post. wird und lässt diese Masse bei Belone von Anfang an unpaar sein. Endlich ist noch Henneguy (88) zu erwähnen, welcher der Wahrheit am nächsten kommt, er schreibt pag. 568: La protovertèbre occupe au début toute la hauteur de l'embryon; elle s'étend de l'ectoderme

à l'entoderme. Mais bientôt les cellules de la partie proximale de la lame latérale prolifèrent et donnent naissance à une masse cellulaire, la lame intermédiaire d'Oellacher. Cette masse intermédiaire s'insinue entre la protovertèbre et l'entoderme et arrive au contact de la corde dorsale. Elle se sépare alors de la lame latérale et constitue une masse distincte. La masse intermédiaire dont les cellules conservent le caractère embryonnaire et restent arrondies, est la partie, qui donnera plus tard naissance aux vaisseaux, aorte et veines. Über meine eigenen Untersuchnngen habe ich zum Teil berichtet, bei der Anlage des kaudalen Abschnittes des primären Harnleiters. Ich rekapituliere dieselben ganz kurz im Zusammenhang. Wir müssen bei unserer Darstellung von einem Übersichtsbild der Seitenplatten ausgehen, wie es in den Textfiguren 1, 2 und 3 enthalten ist. Wir können an jeder Rumpfseitenplatte drei Abschnitte unterscheiden. 1. Der erste Abschnitt entspricht dem ersten und zweiten Ursegment. Die Seitenplatten sind durch eine intermediäre Zellmasse für kurze Zeit mit dem Ursegment verbunden. 2. Zweiter Abschnitt entspricht dem 3.—7. Ursegment. Die Seitenplatten bilden segmentale Vorbuchtungen, die rudimentären Vornierenkanälchen. 3. Abschnitt entspricht den übrigen Rumpfsegmenten vom achten Ursegment ab. Die Seitenplatten wuchern in toto kontinuierlich unter den Ursegmenten gegen die Medianebene vor. Wir haben uns hier nur mit dem dritten Abschnitt zu beschäftigen. Wir hatten nach Abbildung der Fig. 1 die Form der Seitenplatten auf dem Querschnitt als dreieckig bestimmt und gegen das Ursegment zu von einer dorsalen und ventralen Ecke gesprochen. Die Wucherung der Seitenplatten im dritten Abschnitt ging hauptsächlich von der ventralen Ecke und der zwischen den beiden Ecken befindlichen Mittelplatte aus. Die Wucherung kann im Anfang derartig sein, dass das Entoderm in den Dotter eingebuchtet wird. Nachdem die Seitenplatten derartig gewuchert sind, leitet sich eine Dreiteilung derselben ein. Anfangs ist

nur die Anordnung der Kerne verändert, dann treten Einkerbungen (Fig. 11) auf und schliesslich tritt der Zerfall in drei nebeneinander und der Chorda parallel laufende Streifen ein (Fig. 12). Die Dreiteilung der Seitenplatten geht allmählich vor sich, gehen wir die Serie in kaudokranialer Richtung durch, so treffen wir zunächst auf die radiäre Anordnung der Kerne dann auf die Einkerbungen und schliesslich bis zum achten Ursegment auf die vollzogene Teilung. Die Dreiteilung ist bereits vollendet, ehe ein Lumen die Somato- und Splanchnopleura der Seitenplatten trennt, nur in dem äusseren Abschnitt ist durch die Anordnung der Zellen zu Membranen der Ort der künftigen Leibeshöhle zu erkennen. Trotzdem kann man mit Bestimmtheit behaupten, dass alle drei Teile Zellenmaterial beider Seitenlamellen enthalteu, also abgeschnürte Teile der Gesamtrumpfwand darstellen. Der laterale Teil der Seitenplatten wird zu den Seitenplatten im engeren Sinne, der mittlere zum kaudalen Abschnitt des primären Harnleiters und der mediale zur sogenannten intermediären Zellenmasse Oellachers, da der Name „intermediäre Zellenmasse“ bereits vergeben ist, habe ich für den medialen Abschnitt den Namen „Venenstrang“ gewählt. Die Seitenplatten vor der Teilung will ich fortan als primäre Seitenplatten, die Seitenplatten im engeren Sinne, als sekundäre Seitenplatten bezeichnen. Der Venenstrang stellt also beiderseits einen auf dem Querschnitt dreieckigen (Fig. 12) Strang dar, der am achten Ursegment zugespitzt (Textfigur 3) beginnt und nach rückwärts sich ohne Grenze in die noch ungeteilten Seitenplatten verliert. Dabei ist noch hervorzuheben, dass kranialer und kaudaler Abschnitt des Venenstranges nicht ganz gleichwertig sind. Während im kranialen Teile des dritten Abschnittes die Abtrennung der Ursegmente von den primären Seitenplatten in fast senkrechter Richtung zum Entoderm erfolgt, tritt in dem kaudalen Teile des dritten Abschnittes die Teilung in einer schrägen Richtung von dorsolateral nach

ventromedial ein. Die abgetrennten primären Seitenplatten des kaudalen Abschnittes haben also bereits diejenige Form, welche sich die primären Seitenplatten in dem kranialen Abschnitt erst durch die Wucherung erwerben müssen.

Die weiteren Schicksale des Venenstranges, seine Vereinigung mit dem der anderen Seite zum unpaaren Stamm, die Umwandlung seiner central gelegenen Zellen zu Blutkörperchen, seiner peripher gelegenen zu Gefässepithelzellen sind bekannte Thatsachen, ich habe den Untersuchungsergebnissen des Freiburger Zoologen nichts hinzuzufügen. Erwähnen will ich nur den für eine Nachuntersuchung wichtigen Umstand, dass sich die Entwickelung der Stammvene, ebenso wie die der Aorta viel leichter bei der Forelle als bei dem Lachs untersuchen lässt. Die Anlage der Blutbahn des Dotterkreislaufes setzt bei dem Lachs erheblich viel früher ein als bei der Forelle, man erhält deshalb bei der Forelle viel klarere und einfachere Bilder als bei dem Lachs.

Wir sehen die Stammvene der Salmoniden aus einem Abschnitt des Gesamtmesoderms hervorgehen, welcher also Zellenmaterial enthält, das ebensogut der Somatopleura wie der Splanchnopleura angehört. Dieser Mesodermabschnitt schnürt sich in toto von seinem Mutterboden ab, wobei seine Zellen niemals den epithelialen Verband aufgeben und nur insofern eine Lageverschiebung erleiden, als das anfänglich auf dem Querschnitte dreieckige Gebilde sich abrundet (Figuren 11, 12, 13, Taf. XXIII/XXIV). Es geht also der Bildung des Gefässes keine Mesenchymbildung voraus und es entsteht das Gefäss (Wand und Inhalt) in loco.

Entsteht dann in dem unpaaren Stammvenenstrang eine Lichtung (am kaudalen Ende des Gefässes entwickelt sich dieselbe in den paarigen Strängen vor der Vereinigung), so ist dieselbe in der kaudalen Hälfte des dritten Seitenplattenabschnittes der Lichtung des kaudalen Abschnittes des primären Harnleiters gleichwertig, in der kranialen Hälfte des dritten Ab-

schnittes, wo es sich um ein Auswachsen der primären Seitenplatten handelt, wäre sie es der Lichtung in der gleichfalls aus den primären Seitenplatten ausgewachsenen primären Vornierenfalte.

Endlich muss ich noch die Frage kurz berühren, ob neben dem mesodermalen Venenstrang sich noch andere Elemente an dem Aufbau der Vena cardinalis beteiligen? Es könnten hier nur Zellen in Frage kommen aus dem ventromedialen Abschnitten des Ursegmentes, aus dem Entoderm, aus der Hypochorda und ihrer Verbindung mit dem dorsalen First des Entoderms, die alle unmittelbar dem Venenstrange anliegen. Die Beteiligung des Ursegmentes und der Hypochorda ist mit Bestimmtheit auszuschliessen. Aus dem ventromedialen Abschnitt des Ursegmentes entstehen Zellen, die sämtlich zur Bildung des Sklerotoms aufgebraucht werden, zwischen diesen und dem Venenstrang sieht man immer eine scharfe Grenze. Die Zellen der Hypochorda (siehe Franz, morphologisches Jahrbuch 1897, die Arbeit ist augenblicklich noch im Druck) sind einmal histologisch deutlich charakterisiert, andererseits sind es auf dem Querschnitt nie mehr als ein oder zwei Zellen, welche die Hypochorda bilden, so dass eine Beteiligung derselben am Aufbau des Venenstranges sofort zu erkennen wäre. Es lassen sich aber nirgends Bilder finden, die für eine Beteiligung sprechen.

Anders steht es mit dem Entoderm und der entodermalen Verbindung zwischen Entoderm und der Hypochorda. Eine Beteiligung von Zellen aus diesen beiden Quellen ist wohl niemals mit absoluter Bestimmtheit auszuschliessen. Bei diesen starken Wachstumsvorgängen, welche den Venenstrang medianwärts verschieben, ist eine dichte Anlagerung desselben an Entoderm und dessen Verbindung mit der Hypochorda die notwendige Folge. Man findet an allen Serien Schnitte, die bald gegen die eine, bald gegen die andere Seite eine undeutliche Begrenzung des Venenstranges zeigen. Man kann aber häufig an dem

vorhergehenden und folgenden Schnitt die Grenze mit aller Schärfe ziehen, so dass eine Beteiligung von entodermalen Zellen ganz unwahrscheinlich ist und wenn sie statt hat, kann es sich nur um ganz vereinzelte Zellen handeln.

b) Bildung des Sklerotoms und der Aorta.

Die Angaben aller Forscher stimmen darüber überein, dass die Anlage des Sklerotoms aus der medialen Wand des Ursegmentes erfolgt. Hatschek (88), Rabl (88) und Ziegler (88) haben als die ersten die Vorgänge bei Bildung des Sklerotomes beschrieben und verallgemeinert, mit ihren Angaben stimmen die Beobachtungen aller übrigen Autoren überein. Während bei Amphioxus (Hatscheck 88) das Sklerotom als ein Divertikel angelegt wird, das auch als Divertikel dorsal zwischen Seitenrumpfmuskulatur einerseits, Chorda und Medullarrohr andererseits emporwächst, wird bei den übrigen Vertebraten, bei denen ein Sklerotom beschrieben ist, dasselbe solid angelegt, enthält höchstens bei den Selachiern (Ziegler 88, pag. 384, Fig. 14, Taf. XIII, Rabl 90, pag. 242, Fig. 4, Taf. X) an seiner Basis, mit welcher es dem Ursegment aufsitzt, eine ganz minimale Ausbuchtung der Ursegmenthöhle. Das Sklerotom der Forelle und des Lachses wird angelegt nach vollständiger Abtrennung des Ursegmentes von den Seitenplatten. In Fig. 14 (Forellenembryo vom 32. Tag) gebe ich das Sklerotom in ausgebildetem Zustand wieder. Der Schnitt ist entsprechend der vorderen Hälfte der Vornierenfalte durch den Embryo gelegt. Auf der linken Seite ist das Ursegment in der Mitte, auf der rechten Seite etwas hinter derselben getroffen. Auf der medialen Seite des Ursegmentes finden wir zunächst das stark entwickelte Myotom. Dasselbe reicht von der Mitte des Medullarrohres bis zum unteren Rande der Chorda. Hier sehen wir dasselbe in Zusammenhang mit

einer Ausbuchtung (Fig. 14 mit Sklerotom bezeichnet), die einwärts und etwas ventralwärts gerichtet ist und den lateralen Rand der Chorda überschreitet. Wir können an dieser Ausbuchtung zwei Blätter unterscheiden, die durch einen kleinen, aber deutlichen Spaltraum von einander getrennt sind. Am medialen Ende schwillt die Ausbuchtung etwas an, der Spaltraum erweitert sich ebenfalls (siehe rechte Seite der Figur 14). Auf der lateralen Seite des Ursegmentes (linke Seite der Figur 14) begegnen wir der sich schon deutlicher markierenden späteren Cutisplatte, durch grosse, ovale, radiär gestellte Kerne ausgezeichnet. Verfolgen wir dieselbe ventralwärts, so sehen wir sie umbiegen und ohne Grenze in das ventrale Blatt der Ausbuchtung übergehen. Wir haben es mithin mit einer Ausbuchtung des Ursegmentes zu thun, an welcher sowohl Somato- als Splanchnopleura des Ursegmentes sich beteiligen. Der Zusammenhang dieser Ausbuchtung mit dem Ursegment findet entlang der ganzen ventralen Wand desselben statt. Gegen die kraniale und kaudale Grenze des Ursegmentes zu verschmälert sich die Ausbuchtung; die Lichtung findet sich nur entsprechend der Mitte des Ursegmentes. Diese Ausbuchtung stellt das Sklerotom der Forelle dar, die gleichen Bilder finden wir bei dem Lachs. Es stellt also das Sklerotom der Salmoniden eine sackförmige Ausstülpung des Ursegmentes dar, welche von dem ventralen sich zuspitzenden Teil desselben ausgeht und sich einwärts umklappt, ähnlich — ich wüsste keinen besseren Vergleich — wie ein Hund den Schwanz einzieht. In dieser ausgeprägten Form findet sich das Sklerotom nur in den vordersten Ursegmenten, in denen es zu seiner vollen Entfaltung den nötigen Platz findet. Sobald in demselben Raume noch andere Gebilde angelegt werden, ändert das Sklerotom seine Form. In Fig. 13 (Forellenembryo vom 31. Tag) ist das Sklerotom gleichzeitig mit dem Venenstrang in ein und demselben Ursegment. Der Venenstrang hat an Masse zugenommen, in seinem Innern lassen sich häufig Kern-

teilungsfiguren nachweisen. Beide Venenstränge sind bis dicht an die Mittellinie herangerückt und kommen mit den Entodermzellen in Berührung, welche in dieser Gegend und zu dieser Zeit als kontinuierliche Scheidewand die dorsale Kante des Darmes resp. Darmrinne mit der Hypochorda in Verbindung setzen. Dorsalwärts ist der Venenstrang eingebuchtet und in diese Einbuchtung hinein schmiegt sich das Sklerotom (in Fig. 13 bereits als Mesenchymaortenstrang bezeichnet). Das Sklerotom ist scharf von dem Venenstrang abgesetzt, aber infolge des ungenügenden Platzes ohne Spaltraum. Man kann also an dieser Stelle von einer Trennung des Sklerotoms in zwei Blätter kaum sprechen; dass aber trotzdem zwei Blätter vorhanden sein müssen, erkennt man aus dem Zusammenhang mit dem Myotom auf der einen, mit der Cutisplatte auf der anderen Seite. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung beginnt sich das Sklerotom vom Ursegment abzulösen, der Zusammenhang wird zuerst an den beiden Enden des Ursegmentes gelöst, so dass das Sklerotom nur noch in der Mitte an dem Ursegment hängt. Gleichzeitig mit dem Ablösungsprozess tritt eine Verschmelzung der einzelnen Sklerotome untereinander ein, so dass wir jetzt über dem Venenstrang einen zweiten Strang bekommen, ich will ihn den Mesenchymaortenstrang nennen. Dieser Strang steht von Segment zu Segment mit dem Ursegment an seinem lateralen Rande in Zusammenhang, das ist die noch nicht gelöste Verbindung des Sklerotoms mit der Mitte des Ursegmentes. Sein vorderes Ende liegt im Bereich des ersten Ursegmentes, sein hinteres in dem jeweiligen letzten Ursegment. Da er aus den einzelnen Sklerotomen entstanden ist, lässt er An- und Abschwellungen erkennen, die selbstverständlich streng segmental sich verhalten. In seinem ganzen Verlaufe ist er stets von dem Venenstrang zu trennen, so dass keine Vermischung des Zellenmaterials beider Stränge eintritt. Da das Sklerotom in den ersten 6—7 Ursegmenten viel mächtiger entwickelt wird, als in den folgenden, so lassen sich

auch an dem Mesenchymaortenstrang zwei hintereinander gelegene Abschnitte von verschiedener Mächtigkeit erkennen. Beide Abschnitte werden ferner von ihrer Umgebung in verschiedener Weise mechanisch beeinflusst. Im Bereiche des 3.—7. Ursegmentes drückt die sich allmählich ausdehnende Vorniere von lateral und unten auf den Mesenchymaortenstrang, infolgedessen wird derselbe gegen die Chorda zu zusammengeballt, ein Vergleich der Figuren 14 und 5 wird den Prozess besser, als Worte es thun können, erläutern. Im Bereiche der hinteren Ursegmente vom 8. Ursegment ab wird der an Masse immer mehr zunehmende Venenstrang den Mesenchymaortenstrang direkt dorsalwärts gegen das Ursegment eindrücken, infolgedessen wird in diesem Abschnitt der Mesenchymaortenstrang ein dünnes aber sehr breites Band darstellen, auch hier genügt ein Vergleich der Figuren 13 und 15 um das Gesagte zu begreifen. Wenn wir also ein Modell des Mesenchymaortenstranges anfertigen würden, so bekämen wir in den hinteren Abschnitten ein breites dünnes Band, das allmählich kranialwärts in einen drehrunden schmaleren, aber dickeren Stab übergeht. Infolge des mechanischen Einflusses der Umgebung wird das in den vorderen Ursegmenten beschriebene Lumen des Sklerotoms verschwinden. Es stellt also der Mesenchymaortenstrang in seiner ganzen Länge ein solides Gebilde dar. Ich bemerke das ausdrücklich, damit man nicht das gleich zu beschreibende Lumen der Aorta auf den Hohlraum des Sklerotoms zurückführt. Das weitere Wachstum des Mesenchymaortenstranges nach hinten erfolgt in derselben Art und Weise, wie er entstanden ist. Jedes neu gebildete Ursegment bildet ein Sklerotom, das mit dem Mesenchymaortenstrang verschmilzt. Während so der Mesenchymaortenstrang durch Apposition nach hinten verlängert wird, tritt eine Zweiteilung des Stranges ein, in einen lateralen und einen medialen Strang. In Fig. 15 gebe ich den Querschnitt eines Forellenembryos vom 34. Tag. Die Verhältnisse haben sich durch das starke Dicken-

wachstum des Venenstranges kompliziert. Gehen wir bei der Orientierung von der Chorda aus. Unter derselben treffen wir auf eine Zelle mit hellem Kern und sehr viel Protoplasma, das ist die charakteristische Form für eine Hypochordazelle. Direkt unter der Hypochorda liegt ein Spaltraum und unter diesem wieder zwei dunklere Kerne, welche mit dem dorsalen First des Entoderms in Zusammenhang stehen, das ist die obengenannte Hypochordaverbindung. Das Entoderm ist durch seine charakteristische Kernstellung und seine lichtere Färbung deutlich zu erkennen. Zu beiden Seiten der Hypochordabrücke und des Entodermfirstes liegen die Venenstränge. Die Zellen derselben sind in lebhafter Kernteilung begriffen und zwischen ihnen (Fig. 15 links) tritt der erste Spaltraum auf. Die dorsale Begrenzung des Venenstranges ist auf der rechten Seite der Figur 15 nicht allzu scharf, auf der linken Seite dagegen als deutliche Linie zu sehen. Zwischen der dorsalen Grenzlinie des Venenstranges und dem Ursegment liegt der Mesenchymaortenstrang. Er reicht vom primären Harnleiter bis zur Chorda resp. Hypochorda. Auf der lateralen Seite (der Schnitt geht durch die Mitte des Ursegmentes) steht der Mesenchymaortenstrang noch mit dem Ursegment in Zusammenhang. Im medialen Teile des Stranges dicht neben der Hypochorda ist ein Lumen aufgetreten und um dieses Lumen bilden die Zellen des Stranges einen Kranz. Durch diese Anordnung der Zellen beginnt sich der mediale Teil des Mesenchymaortenstranges gegen den lateralen abzugrenzen. Das ist die Einleitung der Zweiteilung. Der mediale Teil des Stranges wird zur Aorta (Aortenstrang), der laterale beginnt das Mesenchymgewebe (Mesenchymstrang) zu entwickeln. Diese eben geschilderte Zweiteilung des Mesenchymaortenstranges beschränkt sich auf den kaudalen Abschnitt desselben. Nur das dünne breite Band teilt sich, der drehrunde Stab bleibt zunächst völlig unverändert. Hier tritt erst sehr spät im Kern eine Lichtung auf, während die peripheren Schichten sich zu Mesenchymgewebe ramifizieren. Wir

haben uns hier nur mit dem Aortenstrang zu beschäftigen. Das Lumen tritt im Aortenstrang nicht mit einem Schlage durch die ganze Länge desselben auf, noch so, dass es von einer bestimmten Stelle beginnend allmählich den Strang aushöhlt, sondern diskontinuierlich, bald hier, bald dort, so dass man bei der Durchmusterung der Serie bald ein Rohr, bald eine solide Masse zu sehen bekommt. Es liegt der Gedanke nahe, das Auftreten der einzelnen Lichtungen mit den ehemaligen Sklerotomata in Zusammenhang zu bringen. Bekanntlich trat ja in den vordersten Ursegmenten in der Mitte eines jeden Sklerotoms eine Lichtung auf, so dass man die an verschiedenen Stellen auftretende Lichtung des Aortenstranges auf die segmentalen Lichtungen der Sklerotomata zurückführen könnte. Ich habe kein segmentales Verhalten der ersten Lichtungen im Aortenstrange nachweisen können. Auf diesem Stadium der Figur 15 hängen natürlich Aortenstrang und Mesenchymstrang noch deutlich miteinander zusammen. Die vollständige Trennung tritt erst mit der Auflösung des Mesenchymstranges in einzelnen Zellen auf. Dann liegt die Aorta ringsherum umgeben von Mesenchymgewebe da und man kann gut den Eindruck erhalten, als würde sie von diesem Mesenchymgewebe gebildet.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung erweitern sich die einzelnen Lumina immer mehr, fliessen zusammen und bilden so die paarige Aorta. Dabei kann es vorkommen, dass einzelne Stellen des Aortenstranges viel länger solid bleiben als andere, die schon längst zusammengeflossen sind. Es erscheint dann die Aorta an einzelnen Stellen wie unterbrochen. Ich habe oben in Textfigur 6 pag. 305 ein solches Verhalten abgebildet. Die Vereinigung der paarigen Aorten zum unpaaren Gefäss erfolgt ganz unregelmässig bald hier, bald dort, ohne dass sich in der Anordnung der Stellen, in welchen die Vereinigung erfolgt, zueinander irgendwelche Gesetzmässigkeit auffinden liesse. Auch die Zeit des Eintretens der Vereinigung variiert sehr stark, bei

einigen Embryonen findet man schon in einzelnen Rumpfsegmenten die Vereinigung, während in den unmittelbar anstossenden Segmenten noch nicht einmal die Lichtung des paarigen Gefässes aufgetreten ist. Ausdrücklich muss ich noch hervorheben, dass während der Anlage der Aorta sich niemals Zellen in der Lichtung vorfinden. Blutzellen scheinen nur in dem Venenstrang und im Eigengefäss des Glomerulus gebildet zu werden. Wenigstens enthält das Eigengefäss des Glomerulus zu einer Zeit Blutkörperchen, wo es dem Körperkreislauf noch nicht angeschlossen ist.

Aus der paarigen Aorta entsteht durch Verschmelzung die unpaare. Die beiden Aorten werden jetzt durch einzelne Hypochordabrücken von einander getrennt. Dieselben entstehen bei Ablösung der Hypochorda durch Zerfall der kontinuierlichen Hypochordaverbindung. In diesen Hypochordabrücken, die segmental angeordnet sind, lassen sich Kernteilungen nachweisen, so dass wohl auf diesem Weg das der Hypochorda zum Längenwachstum nötige Zellenmaterial erzeugt wird. Ich kann mich wenigstens nur einmal erinnern, Kernteilungsfiguren in der Hypochorda selbst beobachtet zu haben. Da wo die beiden Aorten zur Vereinigung gelangen, so müssen die Hypochordabrücken zerstört werden, wir sehen deshalb jedesmal an der Vereinigungsstelle beider Aorten eine Zerreissung der Hypochordabrücke eintreten und man hat auf Querschnitten häufig den Eindruck als ob zwischen den Aorten sich noch eine Reihe von Gefässlumina befänden. Diese Lumina sind aber Spalträume, die bei Zerreissung der Hypochordabrücken entstehen. Sie finden sich auch lediglich nur direkt hinter der Vereinigungsstelle der Aorten. Nach Bildung der unpaaren Aorta ist von den Elementen der Hypochordabrücken nichts mehr nachzuweisen. Ihre späteren Schicksale sind überhaupt nicht mehr mit Bestimmtheit zu bestimmen, weil jetzt überall Mesenchymgewebe auftritt und ich eine einzelne Entodermzelle nicht mehr mit Sicherheit von einer Mesenchymzelle unterscheiden kann.

Unmittelbar hinter der Vereinigungsstelle der beiden Aorten erhält man auf Querschnitten Bilder, wie sie bereits von C. K. Hoffmann (93) und Stöhr (95) bei Selachiern und Anuren beschrieben sind. Es ragt die Hypochorda mit der durchreissenden Brücke in das Lumen der Aorta hinein. Man erhält für den Augenblick den Eindruck — aber nur auf den ersten zwei oder drei Schnitten die dem letzten Schnitt durch die unpaare Aorta folgen — als ob von der Hypochorda sich Zellen (in Wirklichkeit Zellen der Hypochordabrücke) loslösten und in das Innere der Aorta aufgenommen würden, während die genaue Untersuchung sofort zeigt, dass über diese scheinbar in die Aorta aufzunehmenden Zellen das Endothelrohr derselben hinwegzieht, die Zellen also ausserhalb der Aorta liegen. C. K. Hoffmann (93, pag. 624) hat sich trotzdem zu folgender, etwas sonderbar klingenden Hypothese verleiten lassen: ,,Die Hypochorda ist nichts anderes als ein verdicktes Stück der Aortenwand; die zahlreichen (?) Mitosen, welche sie zeigt, und die zahlreichen Zellenkonglomerate, welche sie abschnürt, sprechen, wie mir scheint, für die Meinung, dass die Subchorda phylogenetisch ein blutbildendes Organ gewesen und bei Acanthias als solches noch thätig ist. Man kann diese Annahme Hoffmanns nur dann begreifen, wenn man, wie Rabl (in der Diskussion zu den Vorträgen der Herren Kopsch, H. Virchow, Sobotta und Ziegenhagen, Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Strassburg 94, pag. 91) und P. Mayer (94) es thun, annimmt, dass nur ganz unvollkommene Präparate Hoffmann zu seinen Angaben haben verleiten können. Bei Rana ist die Entscheidung allerdings viel leichter, weil hier die stark pigmentierten Hypochordazellen sich scharf gegen die unpigmentierten Endothelzellen der Aorta abheben (vgl. Stöhr 95, Taf. XI Fig. 13).

Die Anlage des Sklerotoms ist bereits von Ziegler (87) teilweise beschrieben worden, er ist aber nicht zur vollständigen Klarheit über dasselbe gekommen, weil er es nicht von dem

Venenstrang zu trennen vermochte und sein Verhältnis zum Ursegment falsch auffasste. Er schreibt pag. 645: „das Bildungsgewebe wächst, wie ich glaube, am hinteren Rande der unteren Fläche jedes Ursegmentes (also von einer Kante desselben) aus demselben medianwärts hervor. Aus seinen beigegebenen Figuren 48, 49 und 50 geht deutlich hervor, dass er der Ansicht ist, das unter dem Ursegment gelegene Sklerotom stamme von dem vorhergehenden Ursegment ab, das sich unter das nachfolgende mit einem Auswuchs schöbe. Meine Figuren 13 und 14 sind so genau wie möglich gezeichnet und geben wohl ohne Zweifel die Thatsache wieder, dass das Sklerotom von dem Ursegment gebildet wird, unter dem es liegt. Wie Ziegler zu den oben angeführten Abbildungen kommt, ist mir nicht ganz erklärlich, in seiner Dissertation (Fig. 20 Tafel III) zeichnet er nämlich die richtigen Verhältnisse, wie sie meine Figur 13 wiedergiebt. In Bezug auf die Anlage der Aorta muss ich erwähnen, dass Oellacher (pag. 77) dieselbe bei der Forelle aus einem besonderen Aortenstrang, der in dem mittleren Rumpfteil unmittelbar unter der Chorda liegt und nur aus zwei Zellen besteht, herleitet. Die Beschreibung und die Zeichnung Fig. 4 Taf. XII machen mir eine Verwechselung mit der Hypochorda sehr wahrscheinlich. Ziegler (82, pag. 46) lässt die Aorta aus Zellen der Ursegmente entstehen. Er fügt dann allerdings den Satz hinzu: „In späterer (später als die Aortenanlage) Zeit wachsen von der Innenseite des Ursegmentes Zellen aus, welche die Skelettanlagen und ein interstitielles Netzwerk verästigter Zellen liefern". Daraus geht wohl mit Sicherheit hervor, dass er eine Entstehung der Aorta aus dem Mesenchymaortenstrang nicht gesehen hat. Angaben über die Entstehung der Aorta bei anderen Tieren aus dem Ursegment habe ich nur drei gefunden. Nach Rückert (88b, pag. 419) entstehen die Zellen der Aortenwand bei Selachiern in loco. Man sieht sie seitlich von der Medianebene aus dem dorsalen Umfang der Darmwandung austreten. Dass aber auch

ebenso der angrenzende Teil des Ursegmentes Zellenmaterial für die Aorta liefert, kann man als sicher annehmen. P. Mayer (94, pag. 192) glaubt bei Selachiern an ganz jungen Stadien (Medullarrohr noch offen) zu sehen, dass die Aorten sich segmental von den Urwirbeln bilden und von solchen isolierten Punkten aus zu Längsrohren werden. Die gleiche Beobachtung soll von ihm ganz unabhängig Raffaele (ich habe die Stelle bei R. nicht finden können) an einem Embryo von Akanthias gemacht haben. Es würden mithin die Verhältnisse bei den Salmoniden, weil sie vollständig eindeutig sind, einen wichtigen Aufschluss über die Art und Weise der Aortenanlage geben und gleichzeitig die Beobachtung P. Mayers bei Selachiern bestätigen.

Wir haben also die beiden Hauptgefässe des Forellenembryos aus verschiedenen Quellen stammend. Während die Stammvene von dem unsegmentierten Mesoderm abstammt, geht die Aorta aus dem segmentierenden Teil desselben hervor. Beiden Anlagen ist aber das eine gemeinsam, dass sie aus Teilen des Mesoderms hervorgehen, welche ihr epitheliales Gefüge noch vollständig bewahrt haben. Weder die Vene noch die Aorta gehen aus mesenchymatischem Gewebe hervor, sie haben also mit dem Mesenchym und seinen Abkömmlingen nichts zu thun. Beiden Anlagen ist ferner gemeinsam, dass sie aus beiden Blättern des Mesoderms Zellenmaterial beziehen. Mit voller Sicherheit lässt sich das allerdings nur von der Stammvene und dem vorderen Teile der Aorta sagen bis zum 7. Ursegment. Von 7. Ursegment ab wird ja — wie oben dargestellt ist — das Sklerotom von der Stammvenenanlage an der vollen Entfaltung seiner Form gehindert, so dass eine scharfe Trennung in die zwei Blätter wie an den vorderen Segmenten nicht vorhanden ist. Immerhin kann man auch hier den Übergang beider Lamellen des Ursegmentes in das Sklerotom nachweisen. Ich habe bei Besprechung der rudimentären Vornieren-

kanälchen bereits erwähnt, dass die Beteiligung beider Blätter des Mesoderms am Aufbau derselben eine ganz abweichende Erscheinung darstellt. Überall wo die Entwickelung der Vornierenkanälchen genauer untersucht ist, stellt lediglich die Somatopleura den Mutterboden der Vornierenkanälchen dar. Hier begegnen wir einer parallelen Erscheinung. Das Sklerotom wird bei allen darauf untersuchten Vertebraten übereinstimmend als Ausbuchtung oder Auswuchs der Splanchnopleura des Ursegmentes ventral vom Myotom beschrieben, bei Lachs und Forelle beteiligen sich beide Blätter des Ursegmentes an seiner Bildung. Vergleichen wir die einzelnen Vertebraten untereinander, so beteiligt sich nur die Somatopleura an dem Aufbau der Vornierenkanälchen, nur die Splanchnopleura am Aufbau des Sklerotoms bei all den Embryonen, welche längere Zeit hindurch das Ursegment in Verbindung mit den Seitenplatten lassen. Forelle und Lachs dagegen zeichnen sich durch eine sehr frühe Abtrennung der Ursegmente aus. Ich erblicke deshalb in dieser frühzeitigen Abtrennung der Ursegments die mechanische Ursache für die abweichende Bildung der Vornierenkanälchen und des Sklerotoms bei Lachs und Forelle. Es stellen daher die Entwickelungsverhältnisse dieser beiden Organe keine bedeutungsvolle Abänderung des allgemeinen Entwickelungsgesetzes dieser Organe dar, sondern nur eine Anpassung an besondere Entwickelungsbedingungen. Wir sehen gleichzeitig, welche bedeutende Abänderungen in der Entwickelung eines Organes durch eine geringe Abänderung der mechanischen Verhältnisse entstehen können. Goette (75) sieht in der Anteilnahme der Splanchnopleura an der Bildung der Vorniere eine wichtige Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei Amphibien. Ich muss dieser Beteiligung jedwede Bedeutung absprechen und ihr nur die oben angedeuteten mechanischen Ursachen zu Grunde legen. Durch die verfrühte Zweiteilung des Mesoderms erhalten beide Teile, Ursegment und Seitenplatte, eine — wenn ich so

sagen darf — viel grössere Bewegungsfreiheit; mit der Verbindung zwischen Ursegment und Seitenplatte ist ein Hemmschuh weggefallen und die Beteiligung der Splanchnopleura an dem Aufbau beider Organe ermöglicht.

Ich kann es hier nicht als meine Aufgabe ansehen, einen ausführlichen Bericht über die Litteratur der Gefässentwickelung zu geben und meine vereinzelten Beobachtungen mit denen anderer zu vergleichen. Ich habe mir deshalb das ganze grosse Gebiet der Gefässentstehung in eine Reihe von Unterabteilungen gegliedert, jede derselben durch eine Frage charakterisiert und dieselbe an der Hand der bisher bekannten Untersuchungsergebnisse zu beantworten versucht.

1. Aus welchem Keimblatt entwickelt sich das Endothelrohr der Gefässe und die ersten Blutkörperchen? Hertwig leitet die Besprechung der ersten Anlage der Gefässe mit dem Satze ein: „Die Frage nach dem Ursprung der Gefässendothelien ist eine der unklarsten auf dem Gebiete der vergleichenden Entwickelungsgeschichte". Je kürzer man sich eine Zusammenstellung über die Anschauungen der einzelnen Autoren macht, um so schärfer tritt der Widerstreit der Meinungen hervor und geht man bis in das Einzelne hinein, muss man fast sagen: soviel Köpfe, soviel Meinungen. Bei dem Amphioxus konnte Hatschek (81, 88) über die erste Anlage der Gefässe nicht ins Klare kommen. Bei Cyklostomen entsteht das Endothelrohr des Herzens nach Shipley (88) und Owsjannikow (89) aus dem Mesoderm, ebenso wie die ersten Blutkörperchen sich von den Rändern der Seitenplatten ablösen. Beiden gegenüber steht die Behauptung Goettes (90), der das Herzendothel und Blutkörperchen zweifellos dem Entoderm entstammen lässt. Bei Selachiern entsteht das Endothelrohr aus dem Entoderm nach C. K. Hoffmann (93), aus dem Mesoderm Balfour (78), P. Mayer (87 und 94) Raffaele (92), zweifelhaft ist Rabl (90 und 92) allerdings mehr dem Mesoderm zugeneigt, während

Rückert (88b) beiden Keimblättern mit Bestimmtheit einen Anteil zuspricht. Die Blutkörperchen sind mesodermalen Ursprungs nach H. E. Ziegler und F. Ziegler (92), während Rückert die Frage unentschieden lässt und C. K. Hoffmann wieder für den entodermalen Ursprung eintritt. Bei den Teleostiern wird das Entoderm als Mutterboden angegeben von Kupffer (87) und C. K. Hoffmann (81). Das Mesoderm von Oellacher (72), Lereboullet (73), Wenckebach (86), Ziegler (87), M'Intosh and Prince (86/87), Raffaele (92). Das Blut soll vom Entoderm resp. vom Dotter gebildet werden nach Truman (69), Gensch (82), Ryder (82), vom Mesoderm nach Wenckebach und Ziegler. Bei den Amphibien ist das Endothelrohr herzuleiten aus dem Mesoderm nach Bambeke (67), wahrscheinlich aus dem Entoderm nach Goette (75), Rabl (87), Schwink (91), sicher aus dem Entoderm nach Rudnew (92). Die Blutkörperchen sollen nach v. Davidoff (84) aus dem Dotter entstehen können, nach Goette (75) durch Zerfall von Dotterelementen, wahrscheinlich aus dem Entoderm nach Schwink (91). Bei den Reptilien entstehen die Zellen der Gefässwand sicher aus dem Entoderm nach C. K. Hoffmann (84, 85), wahrscheinlich aus dem Entoderm nach Corning (90), aus dem Mesoderm nach Strahl (84, 87). Das Blut ist nach C. K. Hoffmann sicher vom Entoderm gebildet, während Corning und Will diesen Ursprung nur für wahrscheinlich halten und Strahl und Wenckebach (91) sich für die mesodermale Abkunft erklären. Bei Vögeln ist Gefässwand und Blut mesodermalem Boden entsprossen nach Kölliker (83, 87), Ziegler (92), besonderen, nicht mesodermalen Ursprung nehmen an His (68, 76, 82), Rauber (83), Disse (79), Waldeyer (83). Endlich ist bei Säugern Blut und Endothelrohr mesodermalen Ursprungs nach Kölliker (84), Keibel (89), Bonnet (91), entodermal wahrscheinlich nach Goette (75).

Die einander diametral gegenüberstehenden Ansichten haben

ihren Grund in der Schwierigkeit der Untersuchung. Wir haben es in sehr vielen Embryonen bei den sogen. gefässbildenden Zellen nicht mit sesshaften Gebilden zu thun, sondern mit wandernden Zellen, die aus dem Epithelverbande ihrer Blätter ausgetreten sind. Diesen aber ihre Abkunft anzusehen, ist oft ein Ding der Unmöglichkeit und damit der Phantasie des einzelnen Untersuchers ein weiter Spielraum geöffnet. Es ist ein Hauptverdienst Wenckebachs (86), durch Beobachtung am lebenden Embryo über diese Verhältnisse Klarheit geschaffen zu haben. Er hebt hervor: Die Keimblätter wachsen nicht nur als Blätter, spalten sich u. s. w. und bilden auf diese Weise die verschiedenen Organe. „Eine ganz andere Ansicht gewinnt man bei fortgesetzter Beobachtung lebender Knochenfischembryonen (Belone). Man sieht deutlich, wie die Zellen namentlich des Mesoblastes selbständig mittelst amöboider Bewegungen und oft ausserordentlich langen protoplasmatischen Fortsätzen sich im Körper des Embryo und auf dem Dotter bewegen und nach bestimmten Stellen kriechen, als handelten sie mit Willen und Bewusstsein. Bei der Anlage der Endothelzellen des Herzens und der grossen Gefässe des Beloneembryo spielen diese wandernden Zellen eine grosse Rolle.“ Ist im Momente der Fixation die wandernde Zelle am Entoderm hingekrochen, so wird sie im Zusammenhang mit diesem fixiert und je besser die Fixation war, um so deutlicher wird dieser Zusammenhang sein, obgleich derselbe ein ganz zufälliger, bedeutungsloser ist. Aus diesem Grunde ist allen Beobachtungen, welche eine Bildung der Gefässwand aus freien, zwischen den Keimblättern liegenden Zellen ergeben, nur eine sehr beschränkte Beweiskraft zuzusprechen und um so grösseren Wert erhalten diejenigen Arbeiten, die eine kontinuierliche Anlage der Gefässe aus einem bestimmten Keimblatt behaupten. Ordnen wir nach diesem Grundsatz die Litteratur, so ergiebt sich als fast sicher eine mesodermale Anlage des Gefässsystems bei Teleostiern, Reptilien,

Vögeln und Säugern, zweifelhaft aber sehr zu Gunsten des Mesoderms liegen die Verhältnisse bei Selachiern, während bei Petromyzonten und Amphibien einstweilen die entodermale Abkunft sehr wahrscheinlich ist. Es klafft hier eine unüberbrückbare Kluft, welche Petromyzonten und Amphibien scharf von den übrigen Vertebraten zu trennen scheint und diese Kluft lässt sich nicht mit Worten ausfüllen, wie das Schwink (91) und Ziegler (92) versuchen. Ziegler (pag. 27/28) sagt: „Es erscheint denkbar, dass die Blutanlagen im Laufe der Phylogenie von dem Mesoderm auf das Entoderm verschoben wurden, dass also die entodermale Entstehung derselben eine cänogenetische Erscheinung ist.“ Schwink (pag. 327) drückt sich ebenso aus: „Wie schon öfter erwähnt, entwickelt sich nämlich aus einem ursprünglich einheitlichen Teil, dem primären Entoblast, durch Delamination nach aussen der Mesoblast und wir bezeichnen den nach innen verbleibenden Rest als sekundären Entoblast. Wenn es nun auch nach meinen Präparaten bestimmt feststeht, dass die Blutkörperchen im ventralen Abschnitt des sekundären Entoblastes sich entwickeln, so muss ich doch auf die Möglichkeit hinweisen, dass während der Delamination Teile, welche eigentlich zum Mesoblast in näherer Beziehung gestanden haben können, durch cänogenetische Prozesse beim sekundären Entoblast verblieben sein konnten und dass dadurch der Anschein erweckt werden könnte, als ob die Blutkörperchen im Entoblast entstünden“. Goette (90) dagegen steht mit der theoretischen Erwägung auf entgegengesetztem Standpunkt, er ist geneigt (pag. 67) die entodermale Entstehung des Blutes für die primitive zu halten. Er übersieht dabei nur die Thatsache, dass bei den Wirbellosen allgemein Blut- und Gefässwand vom Mesoderm abgeleitet werden.

Dagegen herrscht in zwei anderen Punkten vollständige Übereinstimmung. Gefässwand und Blut werden von jedem Autor aus dem gleichen Keimblatt abgeleitet. Nirgends findet

sich die Angabe, dass eines z. B. mesodermalen, das andere entodermalen Ursprungs sei. Zweitens wird von allen Seiten zugegeben, dass zuerst ein Serum ohne körperliche Bestandteile in den Gefässen zirkuliert und dass die ersten Blutkörperchen an ganz bestimmten — für die einzelnen Wirbeltierklassen allerdings verschiedenen — Stellen auftreten. Ich muss hierbei nur hervorheben, dass bei der Forelle neben der Stammvene auch noch Blutkörperchen im Eigengefäss des Glomerulus entstehen können.

Eine zweite Frage ist die, entstehen die Gefässe im Embryo oder wachsen sie von aussen in denselben hinein? Die ausserembryonale Anlage der Gefässe ist der einzige Punkt, der von der Parablastheorie von His stehen geblieben ist. Kölliker (84, pag. 190) schreibt: „Bekanntlich hat His zuerst es ausgesprochen, dass in jungen Embryonalanlagen keine Gefässe selbstständig entstehen, dass dieselben vielmehr als einfache Endothelröhren vom Gefässhof aus in den embryonalen Leib hineinwachsen und dass einzig und allein die äussere Wand des Herzens (mit Inbegriff derjenigen der primitiven Aorten und der letzten Enden der V. omphalo-mesentericae) im Embryo selbst aus der Darmfaserplatte entstehen. Dieser Nachweis ist eine der glänzendsten Entdeckungen, die His auf dem Gebiete der Embryologie gelungen sind, und habe ich mich schon in meiner Entwickelungsgeschichte ganz an denselben angeschlossen, wenn ich auch anerkennen musste, dass im einzelnen noch manche Beziehungen genauer zu ermitteln seien. In derselben Weise hat sich auch Waldeyer ausgesprochen und ist somit — da entgegengesetzte Annahmen bisher nicht aufgetaucht sind — in einem sehr wichtigen Punkt eine Übereinstimmung erzielt.“ Diese Übereinstimmung schränkt Kölliker aber selbst auf die allerersten Gefässe ein, denn er (84, pag. 191) fügt im nächsten Absatz hinzu: „Es handelt sich darum, zu wissen, ob alle späteren Blutzellen von den in der Area opaca

zuerst gebildeten abstammen und ob alle späteren Gefässe direkte Abkömmlinge der ersten Gefässe sind. Ich glaube diese Frage verneinen zu müssen u. s. w. Was die Gefässe anbetrifft, so ist sicher, dass dieselben später nicht nur von sich aus weiter wuchern, sondern auch unter Mitbeteiligung von Bindegewebszellen des umliegenden Gewebes sich verlängern.“ In die Hissche Theorie, die ja zunächst nur für Meroblastier und Säuger aufgestellt war, liessen sich die Amphibien sehr gut einreihen, man braucht nur nach Rabls und Keibels Vorgang die Keimblase der Amphibien durch Massenzunahme des Dotters sich gesprengt und flächenförmig ausgebreitet zu denken, dann kommen die ersten Gefässanlagen der Amphibien in gleiche Lagebeziehung wie die der Vögel und Säuger. Bei der Verallgemeinerung der Hisschen Entdeckung wurde allerdings das eine übersehen, dass eine Reihe untersuchter Meroblastier nicht in das Schema einpassen wollte. Bei sehr vielen Teleostiern werden die ersten Gefässe im Embryo angelegt und treten erst nach ihrer Bildung Gefässe am Dottersack auf. Seitdem sind eine ganze Reihe von Einzelbeobachtungen veröffentlicht worden, die alle übereinstimmend das Entstehen von Gefässen im Körper des Embryo melden. Goette (75) und Fürbringer (78) haben schon immer die selbständige Anlage des Endothels des Vornierenglomerulus behauptet. Rabl (87) konstatiert zunächst bei Amphibien, dass das Endothelsäckchen des Herzens in loco, die ersten Aortenbogen durch Auswachsen desselben entstehen. Diese Beobachtung legt ihm den Gedanken nahe, ob nicht vielleicht auch das Endothel aller anderen Gefässe in letzter Instanz auf die Zellen dieses Herzendothelsäckchens zurückzuführen seien, mit anderen Worten, ob nicht vielleicht alle Gefässe in derselben oder ähnlicher Weise entstehen wie die Kapillaren. In dieser Vermutung wird Rabl durch die Beobachtung, die er wiederholt an Hühnerkeimscheiben aus der zweiten Hälfte des zweiten Tages angestellt hat, bestärkt. An solchen Keimscheiben konnte

er sehen, wie von den beiden V. omphalo-mesentericae zarte Endothelsprossen ausgehen, die miteinander in netzförmige Verbindung treten und schliesslich zu Blutinseln in der Area pellucida führen. Diese Beobachtung steht in direktem Widerspruch zu der Theorie von His. Rabl modifiziert deshalb diese Theorie dahin, dass das Endothelrohr des Herzens selbständig in loco gebildet wird, dass aber die übrigen Gefässe wahrscheinlich durch Ausstülpung und Sprossenbildung von dieser ersten Anlage aus gebildet werden. Rückert (88b) lässt bei Selachiern die Aorta in loco entstehen, ebenso P. Mayer (94). Strahl (94) schreibt (pag. 517) in seinem Referat, dass bei Reptilien die grösseren Gefässstämme innerhalb des Embryonalkörpers sehr spät erscheinen und vermutlich in loco auftreten. Zwei Seiten weiter (pag. 519) fügt er allerdings hinzu, die Gefässe des Embryo wachsen z. T. in den Embryonalkörper von aussen ein, z. T. mögen sie selbständig in demselben entstehen. Ich selbst kann zufügen, dass der Glomerulus der Hühnervorniere zunächst unabhängig von der Aorta in loco entsteht. Ich kann weiter behaupten, dass Stammvene, Venenplexus der Vorniere, das Eigengefäss des Glomerulus und damit die A. mesenterica, die Aorta bei Salmoniden in loco entstehen. Über die Anlage des Herzens und der V. subintestinalis bin ich noch nicht zu sicherer Entscheidung gelangt, doch glaube ich, dass beide gleichfalls in loco entstehen. Es haben sich also zur Stunde eine ganze Reihe von Beobachtungen eingestellt, die alle gegen eine Verallgemeinerung der Theorie von His sprechen, so dass jetzt die Notwendigkeit eintritt, sie in jedem einzelnen Fall zu prüfen. Dass ein Zuwachsen von Gefässen auf die Venae omphalo-mesentericae beim Hühnchen und Säugetier stattfindet, muss jeder zugeben, der geeignete Stadien auf Flächenbildern untersucht hat. Es kann sich aber bei diesem Zuwachsen (nicht Einwachsen!) dieser Gefässe ausserhalb des Embryos lediglich darum handeln, die neugebildeten Blutkörperchen, welche anfangs bei allen

Vertebraten an bestimmter Stelle und den meisten Meroblastiern ausserhalb des Embryonalleibes gebildet werden, auf dem kürzesten Weg dem Kreislauf im Embryo zuzuführen.

Eine dritte, scheinbar müssige Frage wäre die: Ist der Hohlraum, den der Cirkulationsapparat enthält, der primären Leibeshöhle gleichzusetzen oder nicht? Die Frage ist bereits mehrfach aufgeworfen und jüngst in ausführlicherer Weise von Ziegler (89, pag. 2 und 3) besprochen worden. Ziegler unterscheidet in der phylogenetischen Entstehung des Blutgefässsystems drei Stufen. „Auf der ersten Stufe giebt es zwischen Körperwand und Darmwand beziehungsweise Ektoderm und Entoderm nur einen einzigen Hohlraum, die primäre Leibeshöhle (Protocoel). Embryologisch stammt er entweder von dem Hohlraum der Blastula (Blastocoel) oder er ist nach der Gastrulation als Spaltraum zwischen Ektoderm und Entoderm aufgetreten (Schizocoel). Die Leibeshöhle der Rotatorien, der Nematoden, der Bryozoen und diejenige der Arthropoden ist eine primäre Leibeshöhle. Dieselbe wird von einer Flüssigkeit erfüllt und diese ist das Blut. Bei den Arthropoden findet man an der Dorsalseite des Körpers ein schlauchförmiges Herz, welches das Blut in Cirkulation versetzt, die Flüssigkeit führt Blutkörperchen mit sich; diese sind den weissen Blutkörperchen der Wirbeltiere ähnlich."

„Die Organisation der zweiten Stufe kann durch die Mollusken erläutert werden. Die zwischen Darm und Körperwand befindlichen lakunären und interstitiellen Hohlräume sind mit Blut erfüllt und stellen die primäre Leibeshöhle dar; derselben sind auch der Hohlraum des Herzens und die Lumina der Gefässe zuzurechnen; die Gefässe münden in die lakunären Hohlräume, welche die verschiedenen im Innern des Tieres gelegenen Organe zwischen sich freilassen. Der Perikardialraum der Mollusken gehört nicht zur primären Leibeshöhle; er enthält kein Blut; derselbe hat eine exkretorische Funktion und das Sekret wird durch die schlauchförmige, mit flimmerndem Trichter im

Perikardium beginnende Niere nach aussen befördert. Die Perikardialhöhle wird im Gegensatz zu der primären Leibeshöhle als sekundäre Leibeshöhle oder Cölom (Deuterocoel) bezeichnet."

„Die dritte Stufe der phylogenetischen Entwickelung des Blutgefässsystems ist charakterisiert durch eine wichtige Ausdehnung der sekundären Leibeshöhle (Deuterocoel), wie wir dies bei den Echinodermen, bei den Anneliden und bei den Wirbeltieren sehen. Dadurch wurde die primäre Leibeshöhle (Protocoel) auf ein System von Gefässen und kleinen interstitiellen Lücken reduziert. Bei den Wirbeltieren wird sie durch das Blut- und Lymphgefässsystem zusammengenommen repräsentiert; ein Teil der primären Leibeshöhle, das jetzige Blutgefässsystem, passte sich an die respiratorische Funktion an, erzeugte die roten Blutkörperchen und schloss sich von dem übrigen Teil, dem jetzigen Lymphgefässsystem ab, nur an wenigen Stellen (Einmündungsstellen von Lymphgefässen) mit demselben in Verbindung bleibend.

Nach Ziegler also sind Blutgefässsystem und Lymphgefässsystem einander vollkommen gleichwertig. Das Gefässepithel ist nicht von dem Lymphendothel zu unterscheiden. Die Lichtung beider entspricht der primären Leibeshöhle (Protocoel). Ziegler steht also ganz auf der Bütschlischen (82) Theorie, nach der bei allen Metazoen die Lichtung des Blutgefässsystems vom Blastocoel abzuleiten ist.

In dieses von Ziegler bestechend entworfene Schema lassen sich meine Befunde bei Salmoniden in keiner Weise einreihen. Wir haben oben (pag. 346) festgestellt, dass die Lichtung der Stammvene in dem kranialen Abschnitt gleichwertig ist der Lichtung der primären Vornierenfalte, in dem kaudalen Abschnitt gleichwertig der Lichtung des primären Harnleiters, sowohl Splanchnopleura als Somatopleura liefern die Zellen ihres Aufbaumateriales. Ist aber der Hohlraum des Venenstranges gleichwertig dem Hohlraum des Vornierensystems, so ist er auch gleich-

wertig dem Hohlraum in den sekundären Seitenplatten, dem Cölom. Die Wandung aller drei Abschnitte sind einander gleichwertige Teilstücke des gleichen einheitlichen Mutterbodens, der primären Seitenplatten. Dass die Hohlräume in den drei Teilabschnitten erst nach der Teilung auftreten, ist für den Homologisierungsversuch ohne Bedeutung. Ebensowenig wie sich jemand weigern wird, den Hohlraum des primären Harnleiters als Homologon der sekundären Leibeshöhle anzuerkennen, so wenig darf er es bei dem Hohlraum des Venenstranges. Wer die Homologisierung der Stammvenenlichtung mit der sekundären Leibeshöhle verwirft, verwirft auch die Homologisierung derselben mit der Lichtung des primären Harnleiters. Sind wir aber einmal so weit, die Lichtung der Stammvene als sekundäre Leibeshöhle anzusehen, so enthält die Gefässwand derselben undifferenzierte Mesodermzellen gleichwertig den Zellen des übrigen Mesoderms und wie diese mit der Fähigkeit ausgerüstet, alle mesodermalen Gewebe zu bilden. Dieser Schluss ist wichtig für die Beurteilung der weiter unten zu beschreibenden Verhältnisse des lymphoiden Gewebes des Nierensystems und für die Beurteilung der sogenannten Endotheliome.

In gleicher Weise lassen sich die Thatsachen bei der Aortenentwickelung deuten. Die Aorta entsteht aus dem Sklerotom. Das Sklerotom wird von beiden Blättern des Ursegmentes geliefert; das ist in den vordersten Ursegmenten mit absoluter Gewissheit nachzuweisen, in den hinteren Segmenten mit ziemlicher Gewissheit anzunehmen. Sind aber beide Blätter des Ursegmentes, Splanchno- und Somatopleura, in der oben geschilderten Art und Weise an dem Aufbau des Sklerotoms beteiligt, so ist die Lichtung desselben gleichwertig der Lichtung des Ursegmentes, ist sekundäre und nicht primäre Leibeshöhle. Bis hierher wird mir wohl auch Ziegler seine Zustimmung geben. Nun entsteht die Lichtung der Aorta im Mesenchymaortenstrang und zwar so, dass eine Trennung des Zellenmaterials desselben in

zwei gewöhnlich aus einer Zellenreihe bestehende Blätter eintritt (Fig. 15). Es kann sich also in keinem Fall um primäre Leibeshöhle handeln. Viel näher liegt der Gedanke, dass es sich bei der Bildung des Hohlraumes der Aorta um einen ähnlichen Vorgang wie bei der Kanalisierung der Stammvene handelt, dass wir es auch hier mit sekundärer Leibeshöhle oder wenigstens mit einem derselben homologen Hohlraum zu thun haben.

Ich komme also zu einer Schlussfolgerung, welche der von Ziegler diametral gegenübersteht. Ich bemerke dabei ausdrücklich, dass es sich hier um Schlüsse handelt, die ich aus Thatsachen zu ziehen mich berechtigt glaube, nicht um Thatsachen selbst. Die Teleostier repräsentieren einen Seitenzweig des Wirbeltierstammes, es wäre verfehlt, wollte ich von denselben aus irgend welche allgemein gültige Schlüsse ziehen. Trotzdem hielt ich es doch für richtig, auf die letzten Konsequenzen, die sich eventuell aus den Thatsachen ergeben könnten, hinzuweisen.

Aber Thatsachen, welche gegen die Zieglersche Hypothese sprechen, finden sich nicht bloss bei Teleostiern, man kann aus allen Vertebratenklassen und in der Reihe der Wirbellosen Beobachtungen zusammenstellen, die gegen Ziegler zu deuten sind. Was zunächst die Verhältnisse bei Wirbellosen anbetrifft, so möchte ich zwei Mitteilungen anführen, denen insofern einiger Wert beizumessen ist, als sie mit modernen Untersuchungsmitteln gewonnen wurden. Korschelt und Heider (92) geben an (pag. 1156): „Auch die junge noch wenig differenzierte Kieme — es handelt sich um Cephalopoden — ist dicht von Mesodermgewebe erfüllt, in welchem dann später in gewöhnlicher Weise durch Auseinanderweichen der Zellen die Hohlräume der Blutgefässe gebildet werden. Bei anderen Mollusken sehen wir die Bildung der Vorhöfe vom Cölomsack aus erfolgen.“ Und weiter (pag. 1159): „Die Arterien treten als Kanäle im Mesoderm auf.“ Beide Forscher geben allerdings diese Thatsachen mit aller Vorsicht wieder. Die zweite Mitteilung stammt von Vejdowsky

(88—92). Derselbe schreibt (pag. 391): „Die erste Anlage des Bauchgefässes von Rhynchelmis erscheint an Querschnitten als eine mediane Splanchnopleuraverdickung, in welcher 3—4 vergrösserte epithelartige, in einer einzigen Schicht angeordnete Zellen vor den übrigen Splanchnopleuraelementen hervortreten. Die epithelartige Anordnung der Splanchnopleurazellen ist in späteren Stadien dadurch verwischt, dass sich die Zellen offenbar vermehren, was nach der grösseren Anzahl der Kerne kenntlich ist; an Querschnitten erscheint das Bauchgefäss als ein Syncytium mit einer feinkörnigen plasmatischen Grundsubstanz, in welcher die intensiv sich färbenden rundlichen Kerne eingebettet sind. Das Bauchgefäss wird also solid angelegt und zwar als Verdickung der Splanchnopleura. Wie die solide Anlage ausgehöhlt wird, hat Vejdowsky nicht verfolgt. Vor Vejdowsky hat noch Kovalewsky (71) eine solide Anlage des Bauchgefässes bei Annulaten beschrieben. Nach diesen Mitteilungen handelt es sich um Hohlräume, die im Mesoderm entstehen, die also nicht zu homologisieren sind mit dem Hohlraum der primären Leibeshöhle zwischen Mesoderm und Entoderm.

In gleicher Weise spricht die Anlage der ersten Bluträume bei verschiedenen Vertebratenembryonen gegen Ziegler. Da es sich hierbei um die Anlage der allerersten Gefässe handelt, kann man wohl ein ursprüngliches Verhalten erwarten.

Ich bespreche Angaben über die Selachier (H. E. Ziegler und F. Ziegler 92), Reptilien (Strahl 87), Vögel (Kölliker 79, Ziegler 92), Säuger (Kölliker 79). Von allen diesen eben citierten Autoren wird übereinstimmend die erste Anlage der Blutgefässe in das Mesoderm verlegt, nicht zwischen Mesoderm und Entoderm, wo sich nach der Verschiebung im späteren Wachstum die Gefässe befinden. Mit Ausnahme der Säuger treten diese ersten Blutinseln so auf, dass sie wie ein Knoten im Mesoderm erscheinen, dass nicht bloss die Kontur desselben gegen das

Entoderm, sondern auch gegen das Ektoderm vorgebuchtet wird. Wenn dann in diesem Knoten die erste Lichtung des Gefässes auftritt, so liegt dieselbe im Mesoderm und nicht ausserhalb desselben. Damit ist natürlich noch nicht gesagt, dass nun der im Mesoderm auftretende Spaltraum sekundäre Leibeshöhle ist, nur das kann man behaupten, dass er keine primäre Leibeshöhle darstellen kann. Weitere Untersuchungen über diese Frage wären auf jeden Fall von grossem Interesse.

Noch eine weitere Konsequenz würde sich aus dem Verhalten der Blutgefässanlagen bei Teleostiern und den oben beschriebenen Vertebraten ergeben, ein scharfer Unterschied zwischen Blut und Lymphgefässsystem. Die Blutgefässe entstehen im Mesoderm, ihre Wandzellen sind Epithelzellen, ihr Hohlraum wäre sicher keine primäre Leibeshöhle. Die Lymphbahnen entstehen im Mesenchym, ihr Hohlraum ist primäre Leibeshöhle, ihre Wandzellen sind Bindegewebszellen (Saxer 96). Damit würde übereinstimmen, dass ein histologischer Gegensatz insofern bereits in der ersten Anlage zwischen Blut und Lymphbahn existiert, als die Blutbahnen immer als Röhren mit stets abgrenzbarer besonderer Wandung angelegt werden — sei es nun, dass die Röhre sofort als Ganzes, sei es, dass sie in einzelnen Etappen angelegt wird — die Lymphbahnen stets als wandungslose Spalten auftreten, die erst später eine besondere Wandung erhalten. Fassen wir mit Ziegler (89) die primäre Leibeshöhle als Lymphspaltraum auf, so haben wir diesen histologischen Gegensatz z. B. bei den Arthropoden repräsentiert, wo die Gefässe mit geschlossener Wandung versehen sind, der Lymphspaltraum wandungslos ist. An der Übergangsstelle von Gefäss zum Spaltraum hört die Wand scharf abgeschnitten auf. Es wäre dann das Lymphgefässsystem und was zu ihm gehört, die Gelenkhöhlen, Schleimbeutel und Sehnenscheiden von dem Gefässsystem zu trennen und dem Bindegewebssystem zuzurechnen. In dieser Auffassung des Gefässepithels als etwas Besonderes im Gegensatz zum Lymphendothel

stehe ich dem Rablschen Standpunkte nahe, der (90, pag. 226) hinsichtlich der Entwickelung der Blutgefässe, solange nicht viel bessere und zwingendere Gründe dagegen angeführt werden können als bisher, an dem Satze festhält, dass Endothel nur aus Endothel hervorgeht und nicht, wie das Raffaele (95, pag. 446) will, vom Mesenchym abzuleiten ist.

Mit dieser soeben besprochenen Frage hängt teilweise die nächste zusammen, existiert ein gemeinsamer Blutbindegewebskeim? Blut und Bindegewebe wurden nach der eine Zeitlang herrschenden Parablasttheorie ausserhalb des Embryo angelegt. Als Hatschek und Rabl ihre berühmte Lehre von der Entstehung der Bindesubstanzen durch die Wirbeltierreihe hindurch begründeten und dieselbe von allen Seiten bestätigt wurde, war scheinbar der gemeinsame Blutbindegewebskeim zu Grabe getragen. Entstanden die Blutgefässe und das Blut ausserhalb des Embryo, das Bindegewebe innerhalb desselben in loco, konnte keine Rede mehr von einer gemeinsamen Anlage sein. Von dem Augenblicke ab, in welchem die Entstehung von Blutgefässen in loco innerhalb des Embryo zugegeben wurde, tritt aber bereits wieder der gemeinsame Blutbindegewebskeim auf. Es ist das vollkommen verständlich, weil die Angaben der einzelnen Autoren geradezu dazu einladen. Ziegler (87, pag. 651; 89, pag. 7; 92, pag. 21) behauptet schon, dass die Anlage der Stammvene zu keiner Zeit von dem Bildungsgewebe (in dem speziellen Falle ist das Sklerotom gemeint) streng zu trennen ist und dass alle Blutanlagen als mesenchymatische Organanlagen aufzufassen sind. Eine weitere Versuchung den Blutbindegewebskeim wieder aufleben zu lassen, lag in der Arbeit Wenckebachs (86). Dieser lässt sogar die ganze Stammvenenanlage aus wandernden Gefässzellen entstehen. Wie man aber einen Unterschied zwischen aus dem Mesoderm auswandernden Gefässzellen und wandernden Mesenchymzellen setzen will, ist schwer verständlich.

Diesen Angaben gegenüber muss ich betonen, dass bei der

Anlage der Hauptgefässe der Salmoniden ein strenger Unterschied zwischen Blutanlage und Bindegewebsentwickelung gemacht werden kann. Die beiden Hauptstämme werden direkt aus dem Mesoderm, ohne dass eine sogenannte Mesenchymzwischenstufe vorhanden ist, gebildet. Überall, wo die erste Anlage des Blutes und der ersten Blutepithelröhren eintritt (Selachier, Reptilien, Vögel und Säuger) tritt dieselbe aus dem kompakten im vollen Epithelverbande befindlichen Mesoderm ein. Wir können also wenigstens für diese Vertebraten einen getrennten Keim für Blut, erste Gefässepithelröhren einerseits und Bindegewebe andererseits annehmen. In dieser Auffassung müssen wir wesentlich bestärkt werden, durch die Petromyzonten und Amphibien, bei denen Blut und Gefässepithelrohr entodermal, das Bindegewebe mesodermal ist. In dieser Auffassung müssen wir ferner bestärkt werden, durch das Verhalten von Blut und Bindegewebe zueinander unter pathologischen Bedingungen. Das durch mühsamste Forschung — ich citiere nach Saxer (96, pag. 423) — erreichte und sicherste Resultat der Arbeit des letzten Decenniums auf dem grossen Gebiet der Lehre von der Entzündung ist der sichere Nachweis, dass niemals Bindegewebe Leukocyten produziert, ebenso wie umgekehrt niemals weisse Blutkörperchen als sogenannte fixe Elemente, an dem Wiederaufbau der Gewebe sich beteiligen können.

Die Trennung des Blutkeimes von dem Bindegewebskeim ist noch keine absolut sicher begründete, die Thatsachen, die aber für eine Trennung sprechen, sind meiner Meinung nach von grosser Bedeutung.

Aus redaktionellen Gründen wurde die im Manuskript als Ganzes eingelieferte Arbeit des Herrn Professor Felix in zwei Teilen publiciert und folgt Litteraturverzeichnis sowie die Tafelerklärungen mit dem Schluss der Arbeit in Heft 26.

Die Redaktion.

BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER SALMONIDEN.

VON

W. FELIX

IN ZÜRICH.

II. T E I L.

Mit Tafel XXXVIII/XXXXI und Textfiguren 18—39.

INHALT:

III. Bleibende Niere.

a) Fremde Untersuchungen.

Rosenberg (67, pag. 52): Die Drüsenkanälchen der Bauchniere gehen durch allmähliche Differenzierung aus einem kleinzelligen Blastem hervor, das zwischen den primären Harnleitern und den Hautplatten, als auch zwischen den primären Harnleitern und Aorta in mächtiger Lage vorhanden ist. In betreff der Abstammung dieses Blastems ist ein Hervorgehen aus den primären Harnleitern sicher auszuschliessen, die Zellen scheinen von der ventralen Wand der Aorta und den Wandzellen der Kardinalvene abzustammen. Rosenberg (pag. 54) setzt den Vorgang der Herausdifferenzierung dieser Harnkanälchen aus einem kleinzelligen Blastem in Parallele zu der Entwickelung der Drüsenkanälchen der bleibenden Niere der Vögel und Säuger aus dem Nierenblastem.

Goette (75, pag. 836) erwähnt gelegentlich, dass die Zellmasse, die von Rosenberg als Bildungsstätte der Bauch- und Kaudalniere erkannt wurde, ebenso wie die Nierenanlage der Batrachier von den verdickten Urogenitalfalten sich abschnüre.

Fürbringer (78, pag. 46) schliesst sich nach seinen an Alburnus lucidus gemachten Erfahrungen hinsichtlich der ersten Entstehung der Urniere an Goette an. Es lassen sich hier in einiger Entfernung hinter der Vorniere beginnend, mit dem Peritonealepithel zusammenhängende Urnierenstränge nachweisen, welche sich schnell (sicher wenigstens hinten) von ihrem Mutterboden ablösen und nun in Gestalt von ovalen oder eckigen Zellanhäufungen in dem dorsal und medial von dem primären Harnleiter gelegenen Stroma liegen. Durch Aushöhlung und weiteres Wachstum wandeln sich die Stränge successive in Urnierenbläschen und Urnierenkanälchen um und verbinden sich hier-

auf mit ihren lateralen Enden mit dem primären Harnleiter, während ihre medialen Abschnitte Malpighische Körperchen und Bowmansche Kapseln ausbilden. Bemerkenswert ist die anfangs genau metamere Anordnung, indem in je einem Myokomma je eine Urnierenanlage zur Entwickelung kommt.

Nussbaums (78, pag. 75) kurze Mitteilung ist bis jetzt vollkommen übersehen worden. Es mag dies eine Warnung sein, wichtige Untersuchungsergebnisse in wenig verbreiteten Sitzungsberichten allein zu veröffentlichen. Ich selbst hatte gleich wie meine Vorgänger die Mitteilung nicht gefunden und wurde erst durch Kollegen Nussbaum, dem ich meine Ergebnisse erzählt hatte, auf dieselbe aufmerksam gemacht. Nach Nussbaum entsteht die bleibende Niere der Forelle am hinteren Leibesende durch Sprossenbildung des primären Harnleiters. Kollege Nussbaum hatte die grosse Liebenswürdigkeit, mir mit seiner Arbeit eine Reihe unveröffentlichter Zeichnungen einzusenden, einen isolierten primären Harnleiter mit fünf rosenkranzförmigen Anschwellungen und einen Querschnitt durch eine solche. Beide Zeichnungen beweisen, dass die Entwickelung der Urniere der Forelle, wie ich (95) sie auf dem Basler Kongress vortrug, bereits von ihm richtig gesehen und allerdings nur in dem einen oben citierten Satz beschrieben worden ist, so dass die Priorität dieses Befundes Nussbaum zukommt.

Emery (82, pag. 136) sagt: Die Kanälchen der Bauchniere entstehen aus einem Blastem, welches zwischen Aorta und Kardinalvene gelegen ist. Das Blastem zeigt sich durch starke Färbbarkeit aus. Den Ursprung dieses Blastems kann Emery nicht mit voller Bestimmtheit angeben. Da er es bei jungen Beloneembryonen durch Zellenbänder mit dem Cölomepithel in Verbindung sah, die zwischen Kardinalvene und primärem Harnleiter lagen, so glaubt er eine Abstammung vom Cölomepithel annehmen zu sollen. Irgend welche segmentale Anordnung dieser Zellenbänder zwischen Nierenblastem und Cölomepithel

ist nicht zu erkennen; Emery meint aber, das könnte die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass diese Bänder von segmentalen Einstülpungen des Pleuroperitonealepithels abstammten. Das Nierenblastem lässt sich bis zu dem Glomerulus der Vorniere verfolgen, wo es mit dem lymphoiden Gewebe derselben und ihrer Kapsel zusammenhängt (z. B. bei Zoarces). Über dem primären Harnleiter differenzieren sich aus dem Nierenblastem Zellen, die sich schnell vermehren und solide Haufen bilden. Diese Haufen vermengen sich auf der dorsalen Seite (Fig. 11 von Emery) mit der übrigen Blastemmasse, so dass zwischen beiden keine Grenze zu ziehen ist, während sie auf der ventralen Seite scharf umgrenzt das Epithel des primären Harnleiters eindrücken und dann durchbrechen, so dass sie einen Teil der dorsalen Wand des primären Harnleiters bilden. Später höhlen sich diese soliden Anlagen aus und werden an ihren blinden Enden durch einen kleinen arteriellen Glomerulus eingestülpt. Die ganze Bildung dieser Drüsenkanälchen geht unregelmässig vor sich, man findet zwischen bereits in den primären Harnleiter durchgebrochenen Kanälchen andere, welche eben erst angelegt sind. Nicht die ganze Masse des Nierenblastems geht in der Bildung dieser Harnkanälchen auf, der Teil, welcher zwischen den Kanälchen liegt, bleibt unverändert und wird von weiten Bluträumen durchsetzt, die sämtlich mit der Kardinalvene in Zusammenhang stehen; sie entspricht der lymphatischen Substanz des Erwachsenen. Blut und Gefässe, Emery drückt sich sehr vorsichtig aus, scheinen gleichfalls aus seinem Nierenblastem zu entstehen. Wir hätten also in diesem Blastem den gemeinsamen Mutterboden für Drüsenepithelien, lymphoides Gewebe und eventuell sogar für Blut und Gefässepithel. Hoffmann (86, pag. 625) bezeichnet gleich eingangs seine Ergebnisse als sehr lückenhaft. Die erste Bildung der Drüsenkanälchen der Bauchniere besteht in der Bildung von soliden Peritonealeinstülpungen, die streng (!) segmental ange-

ordnet sind und in einiger Entfernung von der Vorniere beginnen. Sie besitzen niemals offene Trichtermündungen. Die stark schematisierte Fig. 97 Hoffmanns zeigt eine solche solide Peritonealeinstülpung lateral (bei Emery sitzt sie medial, wie sie bei den sämtlichen übrigen Vertebraten medial vom primären Harnleiter auftritt) vom primären Harnleiter, sie erscheint nach der Stellung der Kerne zweiblätterig und endet dorsalwärts scharf umgrenzt. Unter Verlängerung schlängelt sich das sogenannte Kanälchen, legt sich der dorsalen Wand des primären Harnleiters an und verlötet sich mit demselben; in seiner ganzen Länge ist es dann noch vollkommen solide, später wird es hohl u. s. w.; ob dann noch Residuen der ursprünglichen Peritonealeinstülpungen vorhanden sind, ist wegen des umgebenden lymphoiden Gewebes ungemein schwer zu sagen. Die Angaben Emerys, dass die Segmentalkanälchen und das lymphoide Gewebe aus ein und demselben Blastem sich entwickeln, hat Hoffmann nicht bestätigen können. Aus der in der ersten Zeit bestehenden Metamerie entwickelt sich bald eine Dysmetamerie. Mit einem Ursegment korrespondieren nicht bloss mehrere Malpighische Körperchen, sondern auch mehrere Sammelröhren, letztere können medial, lateral und dorsalwärts in den primären Harnleiter einmünden. Wie die sekundären Harnkanälchen sich entwickeln, hat Hoffmann nicht ermitteln können.

M'Intosh and Prince (86/87) bringen nichts Neues, sie sind über die Abstammung der Drüsenkanälchen nicht ins Klare gekommen.

b) Eigene Untersuchung.

Die bleibende Niere der Salmoniden entwickelt sich relativ spät. Bei derjenigen Eierserie, deren Entwickelungsdauer von der Befruchtung bis zu dem Ausschlüpfen des Tieres ungefähr

104 Tage betrug, finden sich die ersten Spuren derselben zwischen dem 52. und 55. Tag. Die bleibende Niere entwickelt Drüsenkanälchen, die scharf in zwei Gruppen zu trennen sind; zwischen den beiden Gruppen sind keine Übergänge zu finden, jede Gruppe stellt einen besonderen Drüsenabschnitt dar. Es war für die Darstellung unbedingt geboten, die Drüsenkanälchen beider Gruppen mit verschiedenen Namen zu belegen, um nicht jedesmal die ganze Summe der Charaktere aufzählen zu müssen. Da beide Gruppen zu verschiedenen Zeiten entwickelt werden, habe ich die vorhandenen Namen Urnierenkanälchen und Nachnierenkanälchen gewählt. Inwiefern diese Bezeichung gerechtfertigt ist, werde ich am Schlusse erörtern.

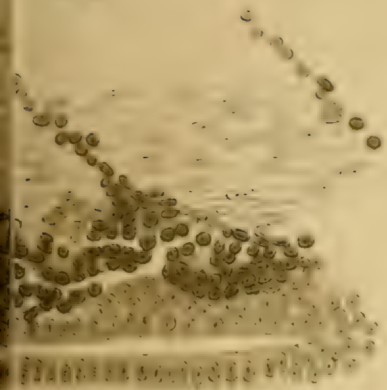
1. Urniere.

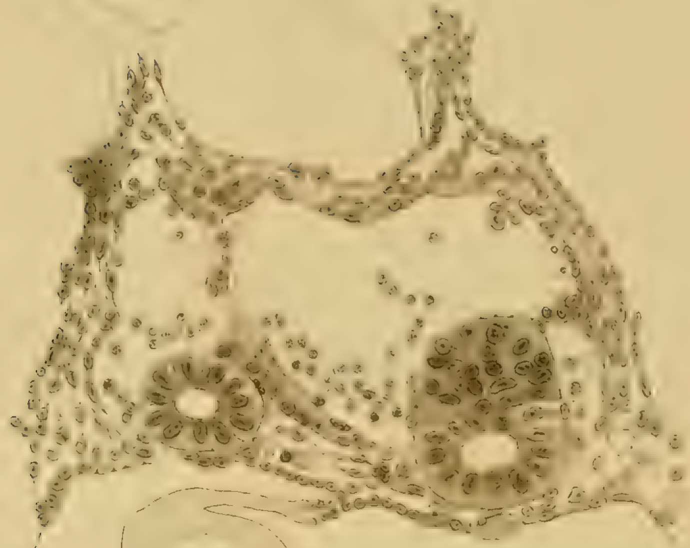
Wir hatten das Exkretionssystem auf dem Stadium verlassen, wo die innere Vornierenkammer entwickelt war und der primäre Harnleiter das Pseudovornierenkanälchen gebildet hatte. Was bis zur Bildung der Urnierenkanälchen geschieht, besteht in der bekannten Aufknäuelung des vordersten Abschnittes des primären Harnleiters und in der Erwerbung einer Ausgangsöffnung. Die Erwerbung der letzteren steht in Zusammenhang mit der Bildung der Harnblase, auf welche ich in einem eigenen Abschnitt zu sprechen komme. Durch die beginnende Abschnürung des Embryo sind die beiden primären Harnleiter ventralwärts und gleichzeitig gegen die Mittellinie verschoben worden, so dass sie in der Fig. 16 unmittelbar an die Kardinalvene angrenzen. Die letztere ist während dieser Zeit wegsam geworden und stellt ein weites Gefäss dar, welches dorsalwärts an die ventrale Fläche der Aorta, ventralwärts bis fast an das Pleuroperitonealepithel (von ihm durch eine schmale Schicht lockeren Bindegewebes getrennt) nach beiden Seiten bis an die primären Harnleiter heranreicht. Auf der Strecke zwischen den primären

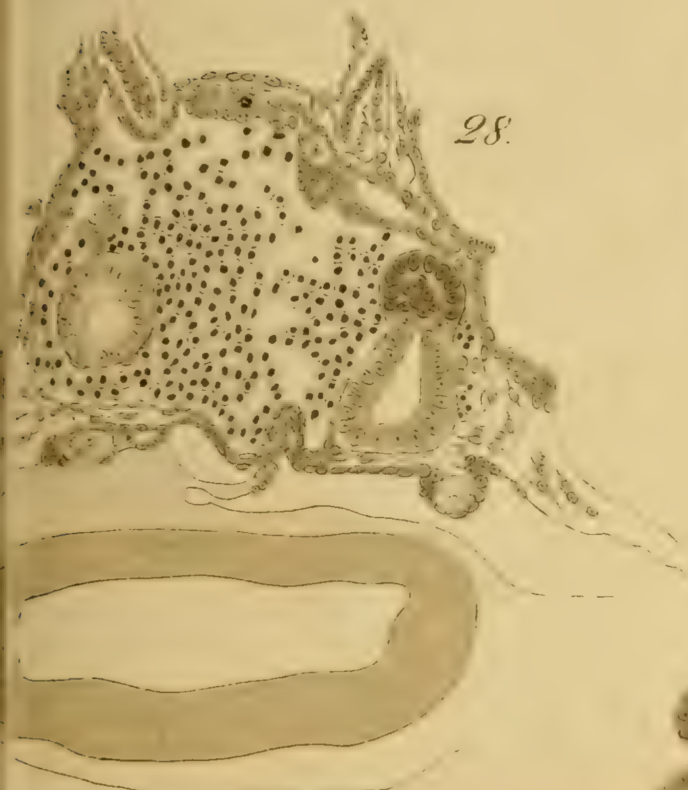
Harnleitern und der ventralen Aortenwand findet sie keinen Widerstand und dringt deshalb noch weiter vor, so dass sie fast die mediale Fläche der Seitenrumpfmuskulatur erreicht. Ihre Wand besteht aus einer Reihe von Zellen, die sich bereits abgeplattet haben, deren Kerne aber noch rund sind. Nur an einzelnen Stellen ist die Wand verdickt. Die Blutkörperchen besitzen sämtlich äusserst chromatinreiche Kerne, so dass sie durch dieselben, auch wenn sie in einer engen Spalte ringsum von Wandzellen umgeben zur Beobachtung kommen, sofort zu erkennen sind. Unter den Kernen der Blutkörperchen sind viele in Mitose. Wir müssen uns zunächst mit der Weiterentwickelung der Vene beschäftigen. Die sackförmigen Ausstülpungen, welche die Wand der Kardinalvene zwischen primärem Harnleiter und ventraler Aortenwand nach aussen treibt, erstrecken sich über den ganzen Verlauf der Vene, sie schnüren sich weiterhin teilweise von der Stammvene ab und wir bekommen neben derselben neue längsverlaufende Venen, auf jeder Seite zunächst nur eine, die aber, da die Abschnürung stets unvollkommen bleibt, immer durch einzelne grosse Kommunikationsöffnungen mit der Kardinalvene in Verbindung stehen. Indem der Vorgang sich mehrere Male wiederholt, auch sich teilweise abschnürende Wandaussackungen ventral vom primären Harnleiter, also zwischen ihm und dem Pleuroperitonealepithel, bilden, erhalten wir schliesslich einen ganzen Venenplexus, welcher von der Kardinalvene ausgehend die beiden primären Harnleiter umgiebt. Es ist also der ganze Venenplexus zu beiden Seiten der Kardinalvene nur als ein Abschnitt derselben aufzufassen, der durch Ausfaltung und Einfaltung sein besonderes Gefüge erhält. Man braucht nur die Kardinalvene auf den verschiedenen Querschnittsfiguren (16, 18—21, 23, 25, 26 und 28) zu betrachten, um sich einigermassen ein Bild von diesem Verhalten zu machen. Später tritt ein ähnlicher Prozess, wie er anfangs nur an der Seitenwand herrscht, auch an der



Felix del. C. Krapf lith.

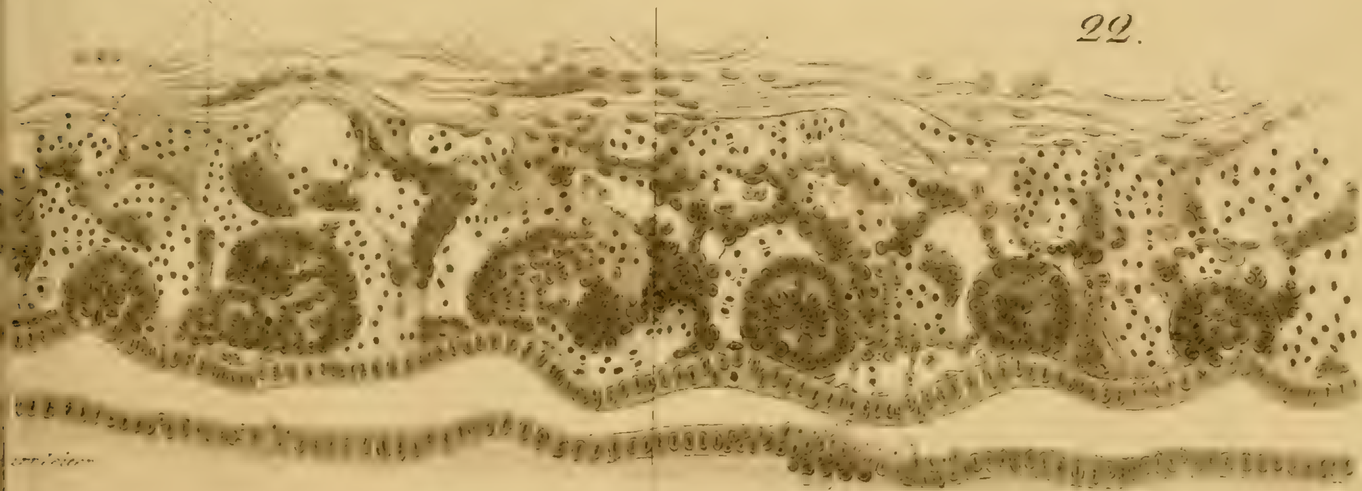








Strebepfeiler des Gerüstwerkes.



Verlag von J.F. Bergmann in Wiesba

dorsalen Wand ein (vergl. Fig. 25, 26 und 27). Ich komme darauf weiter unten zurück.

Was sich also zwischen den einzelnen Venenplexus vorfindet, ist lediglich nur Venenwand und zwar eingefaltete Venenwand der Cardinalis post., welche während der ganzen Entwickelung und auch den ersten beiden Lebensjahren des jungen ausgeschlüpften Fisches — soweit habe ich die Entwickelung in der Serie verfolgt — die Fähigkeit besitzt, neue Zellen in grosser Menge zu produzieren. Auch darauf komme ich weiter unten bei Besprechung der Entwickelung des lymphoiden Gewebes zurück.

Die Kommunikationsstellen zwischen Venenplexus und Kardinalvene liegen bei dem Studium einer Querschnittsserie scheinbar regellos angeordnet. Legt man aber einen Längsschnitt durch dieselben, ist man erstaunt über ihre regelmässige Anordnung. Die Kommunikation zwischen Kardinalvene und Venenplexus findet über dem primären Harnleiter statt, so dass ein Längsschnitt durch denselben gerade die Kommunikationsstellen trifft. Fig. 22 giebt einen solchen Längsschnitt von einem 80tägigen Forellenembryo wieder. Wir haben in den unteren Partien den primären Harnleiter, in den oberen die ventrale Wand der Aorta. Zwischen primärem Harnleiter und der Aorta finden wir ein Balkenwerk angeordnet, dessen einzelne Teilstücke als Strebepfeiler des Gerüstwerkes bezeichnet sind. Zwischen diesen Strebepfeilern haben wir überall Bluträume, das sind die Kommunikationsöffnungen zwischen Kardinalvene und seitlichem Venenplexus. Zählt man ab, so findet man immer auf ein Körpersegment eine Kommunikationsöffnung. Das Bild der Fig. 22 wird dadurch etwas kompliziert, dass in diesem Entwickelungsstadium bereits auch der dorsale Venenplexus sich zu entwickeln beginnt. Diese Strebepfeiler, die also Wand der V. cardinalis sind, verdicken sich, indem sie fortwährend neue Zellen bilden. Diese Wandverdickungen erscheinen auf dem

Querschnitt als solide Zellenstränge, welche scheinbar an der V. cardinalis in die Höhe ziehen (siehe Fig. 21); fügt es dann der Zufall, dass gleichzeitig auf diesem Querschnitt die Venenwand auch neben dem primären Harnleiter sich verdickt, so scheinen diese Zellstränge vom Pleuroperitonealepithel auszugehen und zwischen Vene und primären Harnleiter emporzulaufen. Es lässt sich mit Leichtigkeit beweisen, dass diese Zellstränge weder mit den Urnierenkanälchen, noch mit den Nachnierenkanälchen irgend etwas zu thun haben, dass sie lediglich durch einen Wachstumsprozess der Venenwand entstehen. Da diese Stränge, wie oben erwähnt wurde, segmentale Anordnung zeigen, so lud diese Beobachtung förmlich zu Verwechselungen mit soliden Peritonealeinstülpungen ein. Kehren wir zur Fig. 16 (Forellenembryo vom 61. Tag) zurück. Der primäre Harnleiter besitzt auf dem Querschnitt eine ziemlich dicke Wandung (linker Harnleiter der Fig. 16). Die Wandung besteht — solange sie senkrecht getroffen ist — aus einer einzigen Zellenlage, deren Kerne alle gegen die Lichtung centriert sind und in gleicher Entfernung von derselben liegen. Nur wo eine Kernteilung vorbereitet wird, rückt der Kern aus der Reihe heraus der Lichtung des Ganges zu. Man kann sich davon auf sämtlichen Querschnitten (Fig. 16—28) überzeugen. Um so auffallender sind daher Verdickungen der Gangwandung, wie sie zwischen dem 52. und 55. Tag der Entwickelung (Entwickelungsdauer = 104 Tage) aufzutreten beginnen. Fig. 16 rechts zeigt den ersten Beginn, Figuren 18—21 die weitere Entwickelung. Wir sehen auf Fig. 16 rechts eine dorsolateral gerichtete Verdickung des primären Harnleiters. Infolge dieser Wandverdickung liegt die Lichtung des Ganges excentrisch, sämtliche Kerne stehen aber noch radiär auf die Lichtung geordnet, ein Unterschied zwischen ihnen ist nicht bemerkbar. Diese Verdickung der Harnleiterwand ist die erste Anlage des Urnierenkanälchens. Unter den primären Harnleitern und der Kardinalvene liegt das

Pleuroperitonealepithel, von letzterer durch einen deutlichen zellenarmen Zwischenraum getrennt. Im Pleuroperitonealepithel sind viele Kernteilungen zu sehen, von Geschlechtszellen ist noch nichts zu finden. Auf der linken Seite der Fig. 16 ist ein Strebepfeiler getroffen, rechts geht der Schnitt gerade durch eine der oben beschriebenen Ausbuchtungen der Venenwand zwischen Aorta und primärem Harnleiter. Fig. 17 giebt einen Längsschnitt durch die Anlage des Urnierenkanälchens wieder. Es ist um diese Zeit der Entwickelung sehr schwer, grössere Strecken des primären Harnleiters genau längs geschnitten zu erhalten. Der Schnitt ist so gewählt, dass gleichzeitig die Seitenrumpfmuskulatur mitgetroffen ist. Es sind drei Myosepten und zwei Anlagen von Urnierenkanälchen zu sehen. Die vordere Urnierenkanälchenanlage ist in der Mitte, die hintere seitlich getroffen. Die Urnierenanlagen sind streng segmental angeordnet und zwar eine in jedem Körpersegment. Die Urnierenanlage erscheint wie auf dem Querschnitt als Halbscheibe, so dass wir sie uns körperlich als eine Halbkugel vorstellen müssen. Hervorzuheben ist eine Erweiterung des primären Harnleiters gerade unter dem sich anlegenden vorderen Urnierenkanälchen, die dorsale Wand des ersteren erscheint wie trichterförmig gegen die Anlage des letzteren ausgezogen. Auf dem Querschnitte der Fig. 16 ist die Erweiterung des Lumens gleichfalls zu konstatieren, man braucht nur linken und rechten Harnleiter zu vergleichen. In Fig. 18 (Forellenembryo vom 56. Tag) treffen wir die Anlage des Urnierenkanälchens gewachsen. Die Verdickung der dorsalen Wand des Harnleiters hat zugenommen, noch sind aber die Kerne sämtlich einander gleich und sämtlich auf die Ganglichtung radiär angeordnet. Auf Fig. 19 (Forellenembryo vom 56. Tag) ist zum erstenmale ein Unterschied zwischen dem verdickten (neugebildeten) Teile der Gangwand und der übrigen Wand zu bemerken. Die verdickte Partie hat sich dunkler gefärbt, die Kerne derselben haben die Centrierung auf

die Ganglichtung verloren und unter der Verdickung beginnen die Partien des Harnleiters, die unmittelbar an seine Lichtung stossen, ihr früheres Aussehen wieder zu gewinnen, so dass man jetzt von einer Abgrenzung der Urnierenanlage von dem übrigen Harnleiter sprechen kann. In Fig. 20 (Forellenembryo vom 67. Tag) ist der Unterschied zwischen Urnierenkanälchenanlage und Harnleiter noch deutlicher geworden und gleichzeitig beginnt sich die Anlage, indem von rechts und links eine Einkerbung sich bildet, von dem Harnleiter abzulösen. Die Kerne des Urnierenkanälchens zeigen noch keine besondere Anordnung, sie liegen noch immer so unregelmässig wie auf Fig. 19. Auf Fig. 21 (Forellenembryo vom 77. Tag) endlich haben wir den Prozess vollendet, über dem Querschnitt des primären Harnleiters liegt jederseits die völlig abgeschnürte Anlage des Urnierenkanälchens. In der Anlage selbst tritt eine Anordnung der Kerne ein, die charakteristisch für das Urnierenkanälchen ist. Die äusseren Kerne beginnen sich radiär zu ordnen und gegen die Mitte der Anlage zu centrieren. Sie stehen dabei so weit, dass jeder einzelne Kern sich voll entwickeln kann, in der Mitte finden sich die Kerne unregelmässig und lockerer angeordnet. In Fig. 22 (Forellenembryo vom 80. Tag) endlich haben wir einen Längsschnitt durch den Harnleiter an der Stelle, an welcher sie die Urniere anlegt. Die Figur ist aus zwei einander unmittelbar folgenden Schnitten zusammengesetzt; der Strich in der Figur giebt den Ort der Zusammenfügung an. Man überzeugt sich sofort von der streng regelmässigen Anlage der Urnierenkanälchen und sieht wie fast unter jeder Anlage sich eine trichterförmige Ausbuchtung des primären Harnleiters befindet. Da die Anlage regelmässig dorsalwärts erfolgt, so muss sie gegen den an dieser Stelle liegenden Verbindungsast der Kardinalvene mit dem Seitenplexus derselben gerichtet sein und in der That sehen wir jedesmal eine Anlage zwischen zwei Strebepfeilern vorhanden. Sie kommt dadurch im Längsschnitt gleichsam wie in einem Rahmen

zu liegen, vorn und hinten die Strebepfeiler, oben die Aortenwand, unten der primäre Harnleiter. Die Anlage wird ringsum von Venenblut umspült und hat Freiheit, sich nach allen Seiten auszudehnen, daher die lockere Anordnung ihrer Kerne, daher das Fehlen jeder Druckwirkung auf Nachbarschaft und primären Harnleiter.

Die Zahl der Anlagen wechselt, ich habe immer mindestens fünf gefunden, sie kann steigen bis auf neun. Was ihr Verhältnis zur Vorniere anbetrifft, so liegt sie weit von derselben getrennt. Teilt man den primären Harnleiter von dem Moment ab, wo er gestreckt verläuft, bis zu seiner Ausmündung in drei Teile, so entspricht ungefähr das mittlere Drittel der Stelle, wo die Urnierenanlagen sich vorfinden.

Endlich muss ich noch ausdrücklich bemerken, dass während der Entwickelung der Urniere auch nicht der geringste Vorgang am Pleuroperitonealepithel auf eine Beteiligung desselben an der Anlage der Urnierenkanälchen schliessen lässt. Ich habe mindestens 50 Serien von dieser ersten Zeit der Entstehung zur Verfügung und in keinem Schnitte Bilder gefunden, die sich auch nur im geringsten zu Gunsten einer solchen Beteiligung verwerten liessen. Das Pleuroperitonealepithel wuchert nicht in den retroperitonealen Raum vor, noch bildet es solide Einstülpungen. Was von früheren Autoren als Peritonealwucherung beschrieben worden ist, wird durch die oben beschriebenen Strebepfeiler in der Venenwand repräsentiert. Ich habe oben bemerkt, dass unterhalb des primären Harnleiters gleichfalls eine Verdickung der Venenwand zu konstatieren ist und dann sitzt diese Wandverdickung häufig wie mit breitem Fusse dem Pleuroperitonealepithel auf. Diese Stellen haben hauptsächlich die Verwechselung veranlasst; begünstigt wird dieselbe noch durch den Umstand, dass alle die von der Venenwand neugebildeten Zellen epitheloiden Charakter besitzen. Sitzt dann diese Wucherung unmittelbar dem Cölomepithel auf, so kann man bei Betrachtung

des betreffenden Schnittes in der That in Verlegenheit kommen, wenn man zwischen beiden eine Grenze ziehen soll. Gewöhnlich zeigt aber der vorhergehende oder nächstfolgende Schnitt ganz unzweifelhaft, dass beide Bildungen nichts mit einander zu thun haben. Viel komplizierter liegen dagegen die Verhältnisse bei den Ganoiden, wo diese Wucherungen der Venenwand ungemein stark ausgebildet sind. Von der Zeit der Entdeckung der Segmentalorgane der Selachier durch Semper (75) waren alle Forscher etwas suggeriert und gingen mit vorgefasster Meinung an die Untersuchung heran, Peritonealausstülpungen oder deren Homologa zu finden. Die typische segmentale Anordnung der Strebepfeiler (Fig. 22) war ein Grund mehr, in ihnen das Gewünschte zu suchen. Wer dann noch seine Figuren schematisiert, wie das Hoffmann (86) ganz unleugbar thut, der kann in der That aus den Wucherungen der Venenwand solide Peritonealeinstülpungen machen. Es wäre zu wünschen, dass C. K. Hoffmann auf einem Kongress das Präparat, welches seiner Fig. 97 zu Grunde liegt, vorweist; ich meinerseits glaube kaum, dass er ein solches besitzt. Die Urnierenkanälchen werden nicht alle zu gleicher Zeit angelegt, sondern nach und nach. Die kranialen Anlagen sind die ersten, ihnen folgen dann allmählig der Reihe nach die kaudalen. Man kann so aus einer Serie, wenn sie nur von einem etwas älteren Embryo genommen wird, alle Phasen der Entwickelung erhalten, während die beiden ersten Urnierenkanälchen bereits abgeschnürt sind, braucht das letzte noch gar nicht angelegt und das vorletzte erst auf dem Stadium der Fig. 16 sich zu befinden. Mit dem 80. Tag sind gewöhnlich sämtliche Urnierenkanälchen abgeschnürt und es tritt ein Stillstand ein, der bis nach dem Ausschlüpfen des Fisches reicht. Nur einen Fall (der in Fig. 28 und 29 dargestellt ist) habe ich gefunden, wo am 81. Tage ein Urnierenkanälchen mit einer Ausbuchtung des primären Harnleiters (vergl. Fig. 28 und 29 zwischen denen in der Serie nur ein Schnitt liegt [Schnittdicke = 10 Mikra]) verbunden ist.

2. Nachniere.

Wir wollen bei der Beschreibung den umgekehrten Weg wie bisher einschlagen, zuerst das fertig angelegte Nachnierenkanälchen betrachten und dann es in seiner Entwickelung an jüngeren Stadien nach rückwärts verfolgen. In Fig. 23 (Forellenembryo vom 95. Tag) sehen wir über dem rechten primären Harnleiter zwei Anlagen von Kanälchen nebeneinander liegen. Beide Anlagen sind so typisch von einander verschieden, dass selbst der in dieses Gebiet nicht Eingearbeitete sie sofort als nicht zusammengehörig trennen wird. Das laterale Kanälchen zeigt eine Reihe randständig geordneter Kerne, welche eine centrale, regellose, lockere Kernmasse umgeben. Es stimmt typisch mit den eben beschriebenen Urnierenkanälchen überein und ist in der Fig. 23 als solches bezeichnet. Die medial gelegene Kanalanlage zeigt zunächst ovale Form, die längste Achse steht etwas schief zur dorsoventralen Richtung. Die Kerne sind chromatinarm, besitzen — ähnlich den Zellen des Myotoms im frühen Stadium — eine scharf färbbare Kernmembran und ein Chromatinplättchen im Innern, welches auf dem Querschnitt wie ein Stäbchen erscheint. Sämtliche Kerne erscheinen infolge ihrer Chromatinarmut heller als die des Vornierenkanälchens. Die Kerne sind sämtlich eng aneinander gepresst, so dass Kern an Kern liegt, und wie in Schichten geordnet. Während das Urnierenkanälchen in keiner Beziehung mehr zu dem primären Harnleiter steht, ist die mediale Anlage — ich will sie jetzt als primäres Nachnierenkanälchen bezeichnen, wie eingekeilt in die dorsale Wand des Harnleiters. Einen weiteren wichtigen Unterschied giebt der Längsschnitt (Fig. 24) an. Der Embryo war 100 Tage alt, stand also unmittelbar vor dem Ausschlüpfen. Wir haben wieder unten in der Figur den primären Harnleiter, oben die ventrale Aortenwand. Die einzelnen Strebepfeiler,

welche von der Aortenwand zu dem primären Harnleiter ziehen, sind mächtig verdickt, aber noch deutlich zu erkennen. Es sind in der Fig. 24 vier Drüsenkanälchen angelegt, zwei sind nach den oben angegebenen charakteristischen Merkmalen als Urnierenkanälchen und zwei als primäre Nachnierenkanälchen anzusehen, am rechten Rande der Figur ist ein drittes primäres Nachnierenkanälchen eben angeschnitten. Es liegen mithin im Bereiche der Urniere Urnierenkanälchen und primäre Nachnierenkanälchen alternierend. Sind also die Urnierenkanälchen segmental angeordnet, so müssen es die primären Nachnierenkanälchen auch sein. Ferner ist zu bemerken, dass die Urnierenkanälchen zwischen den Strebepfeilern, die primären Nachnierenkanälchen in denselben liegen. Die Strebepfeiler sind durch kleine Arterien kenntlich, die in ihnen zu den Nachnierenkanälchen verlaufen und dann an deren laterale Seite treten. Diese eigentümliche Lagebeziehung hat ihre Form ganz sicher beeinflusst. Während die Urnierenkanälchen, um wachsen zu können, nur die nachgiebige Venenwand noch weiter einzustülpen brauchen, sind die primären Nachnierenkanälchen dadurch, dass sie innerhalb der mächtig verdickten Strebepfeiler der Venenwand entstehen, von allen Seiten eingeengt, daher der eigentümliche zusammengepresste Schichtenbau, der sie auf den ersten Blick erkennen lässt, daher ihr Vordringen gegen die Wand des primären Harnleiters. Wo auch immer ein solches ausgebildetes Nachnierenkanälchen liegen mag, ob kranial, ob kaudal, stets wird es in irgend einer Art und Weise den primären Harnleiter komprimieren. Fassen wir noch einmal die Unterschiede zusammen, welche uns berechtigen Urnierenkanälchen und primäre Nachnierenkanälchen als etwas ganz Verschiedenes scharf zu trennen, so haben wir hervorzuheben, dass beide Kanalanlagen sich unterscheiden 1. durch den histologischen Aufbau, 2. durch die Lage, 3. durch die Entwickelung.

1. Die Kerne des Urnierenkanälchens färben sich dunkler,

sie sind in der Peripherie randständig, in der Mitte unregelmässig gelagert. Zwischen den einzelnen Kernen ist genügend Raum zur ungehinderten Formentfaltung. Die Kerne des Nachnierenkanälchens werden heller gefärbt, weil sehr chromatinarm, sie sind in Reihen zwiebelschalenförmig angeordnet und liegen so dicht zusammen, dass sie sich gegenseitig abplatten.

2. Die Urnierenkanälchen liegen zwischen den verdickten Strebepfeilern der Venenwand, die Nachnierenkanälchen in denselben, d. h. die Urnierenkanälchen haben freien Dehnungsraum zur Verfügung, die Nachnierenkanälchen nicht.

3. Die Urnierenkanälchen entwickeln sich durch Abschnürung dorsaler Auswüchse der Wand des primären Harnleiters, die Nachnierenkanälchen aus einem Blastem unbekannter Herkunft.

Gehen wir jetzt in der Entwickelung rückwärts, d. h. suchen wir an jüngeren Embryonen nach diesen Gebilden, so finden wir das primäre Nachnierenkanälchen bei einem Embryo vom 88. Tage in folgender Form (Fig. 25) wieder. Das primäre Nachnierenkanälchen ist kleiner geworden und liegt deutlich in dem verdickten Strebepfeiler der Venenwand. Es zeigt fast noch markanter, als Fig. 23 das gethan hat, den Schichtenbau. Man wird unwillkürlich an Geschmacksknospen oder an die Sinnesorgane der Seitenlinie erinnert. Am auffallendsten ist ein kleines excentrisch gelegenes, scharf umgrenztes Lumen in der Anlage, auf welches die Schichten centriert sind. Dabei ist die Anlage so scharf umgrenzt, dass sie ohne jede Schwierigkeit ringsherum gegen die Umgebung abgegrenzt werden kann. An noch jüngeren Serien finden wir die Verhältnisse der Fig. 26 (75 tägiger Embryo). Hier liegt — diesmal auf der linken Seite — über dem primären Harnleiter ein kleiner Zellenhaufen, dessen Kerne die charakteristische Chromatinarmut und die beginnende schichtenförmige Anordnung zeigen. Gegen die Umgebung ist noch immer eine scharfe Abgrenzung vorhanden. Das jüngste Stadium endlich wird durch wenige (3—4) Zellen repräsentiert, immer noch an der gleichen

Stelle in dem Strebepfeiler liegend. Auch diese wenige Zellen, die nicht mehr scharf von der Umgebung abgesetzt sind, zeichnen sich durch die charakteristischen Kerne aus. Geht man noch weiter, dann verschwindet die Anlage spurlos. Wir haben also die Entwickelung des primären Nachnierenkanälchens aus wenigen Zellen erfolgend festgestellt. Die nächste Frage ist nach dem „woher" dieser Zellen. Ich kann keine bestimmte Antwort geben. Zunächst kann ich feststellen, woher sie nicht kommen können. Die Zellen sind stets durch ihre eigentümlichen Kerne charakterisiert und immer von ihrer Umgebung scharf abgegrenzt. Sie können also kaum direkt von dem Zellenmaterial des Strebepfeilers der Venenwand, in dem sie liegen, abgeleitet werden, dasselbe müsste wenigstens erst eine Umwandlung des histologischen Charakters seiner Zellen durchmachen. Zweitens lassen sich die Zellenhaufen, aus denen sich die primären Nachnierenkanälchen entwickeln, kleiner und kleiner werdend, immer an der gleichen Stelle unmittelbar dorsal über dem primären Harnleiter bald mehr medial, bald mehr lateral nachweisen. Niemals zeigt das Pleuraperitonealepithel Bilder, die seinen Anteil an dieser Bildung wahrscheinlich machen. Wir müssen deshalb die Herkunft der Nachnierenkanälchen als Zellenkomplexe vom Cölomepithel verneinen. Nun hat mir der Zufall ein Präparat in die Hand gespielt, das ich in Fig. 27 abgebildet habe und das vielleicht imstande ist, den Schleier über die Herkunft der Zellen etwas zu lüften. Auf der rechten Seite der Figur, liegt direkt dorsal über dem primären Harnleiter eine Urgeschlechtszelle, also ein Abkömmling des Pleuroperitonealepithels an der gleichen Stelle, wo sich primäre Nachnierenkanälchen entwickeln. Auf dem Basler Kongresse wurde mir gegenüber privatim der Einwurf erhoben, dass Ureier überall vorkommen könnten, dass also mein Präparat niemals das beweisen könne, was es beweisen solle. Da ich annehmen muss, dass ein oder der andere Leser die Berechtigung des Ein-

wandes anerkennt, will ich denselben erörtern. Zunächst muss ich mich gegen den Missbrauch wenden, der mit der Bezeichnung „Urei" getrieben wird. Wenn jede vergrösserte Zelle ein Urei ist, dann kommen allerdings Ureier bei den Salmoniden überall vor (siehe Ziegler [82] und Henneguy [88], pag. 571). In jüngster Zeit hat sich Sedgwick Minot (94, pag. 210) in einem lebhaften Artikel gegen das Gonotom Rückerts gewendet. Ich muss all den dort erhobenen Vorwürfen vollständig beipflichten. Zum Begriff Urei gehört etwas anderes als riesenhafte Dimensionen. Die Urgeschlechtszelle — ich vermeide den Begriff Urei — stellt eine grosse Zelle dar mit feinkörnigem Protoplasma, der Kern nimmt höchstens die Hälfte des Flächenraumes der Zelle ein, ist bläschenförmig und besitzt ein feines, scharf färbbares, weitmaschiges Chromatinnetz mit mehreren Kernkörperchen. Solange diese Merkmale nicht nachgewiesen sind, solange haben wir es nur mit der Vergrösserung einer somatischen Zelle, keiner Urgeschlechtszelle, zu thun. Die Abbildungen, die Rückert (88a) in seinen Figuren 13 und 33b von seinen Ureiern giebt, beweisen, dass wir es mit vergrösserten somatischen Zellen zu thun haben, nichts in der Kern- oder Protoplasmastruktur berechtigt zu der Annahme, dass es Geschlechtszellen sind. Der weitere Einwand, den Sedgwick-Minot erhebt, dass Rückerts Ureier auch lateral vom Nephrostom vorkommen, während die typische Anlage derselben stets medial zu den Nephrostomen liegt, ist so berechtigt, dass wir einstweilen das Gonotom zum Nephrotom legen und mit dem Gebrauche beider Bezeichnungen solange warten wollen, bis ihre Berechtigung unzweifelhaft dargethan ist. Die Urgeschlechtszelle meiner Figur 27 zeigt den oben geforderten Bau, ich muss sie mit aller Bestimmtheit als eine solche bezeichnen. Ausserdem ist das Alter des Embryos, dem dieser Querschnitt entstammt, ein derartiges (83 Tage), dass von noch indifferenten vergrösserten Mesodermzellen nicht mehr die Rede sein kann. Ist die Zelle

aber eine Geschlechtszelle, so ist durch ihre Anwesenheit der Beweis geliefert, dass an dieser Stelle, wo die Mutterzellen des primären Nachnierenkanälchens gefunden werden, verschleppte Cölomepithelzellen vorkommen können, dass also eine Ableitung der Zellen des Nachnierenkanälchens von demselben im Bereiche der Möglichkeit liegt.

Endlich muss ich noch einer Möglichkeit der Abstammung gedenken. Wenn man die Bildung der Stammvene eingehend verfolgt, so sieht man hier und da Zellen an der Peripherie sich allmählich ablösen. Diese Zellen — nach meiner oben ausgesprochenen Vermutung noch undifferenzierte Mesodermzellen mit der Fähigkeit alle vom Mesoderm zu liefernden Gewebe zu bilden — bleiben in der Nähe der Stammvene liegen und sie könnten eventuell das Blastem für die Nachnierenkanälchen abgeben. Sehr wahrscheinlich ist mir die Möglichkeit auch nicht.

Mit der Unmöglichkeit, eine bestimmte Antwort auf die Frage nach der Abkunft der Nierenblastemzellen zu geben, befinden wir uns leider in Übereinstimmung mit den Untersuchungsergebnissen über den Ursprung des Nierenblastems der Amnioten. Auch hier — ich persönlich verfüge nur über Erfahrungen am Hühnchen — ist es unmöglich anzugeben, woher die Zellen des Nierenblastems stammen. Sie bilden sich plötzlich in den mesodermalen Massen, die an dieser Stelle liegen.

Primäre Nachnierenkanälchen werden vom hinteren Ende der Urnierenregion bis zur Einmündung in die Kloake über dem primären Harnleiter entwickelt. Die Zahl derselben schwankt ziemlich bedeutend und ist an manchen Embryonen überhaupt nicht festzustellen, wenn frühzeitig die sekundären Nachnierenkanälchen (siehe unten) sich entwickeln. Die Anlage der Kanälchen erstreckt sich über eine grössere Entwickelungsperiode, die ersten primären Nachnierenkanälchen findet man vom ca. 70. Tag an, die letzten werden noch nach dem Ausschlüpfen angelegt. Dabei ist ein ziemlicher Unterschied in der Entwickelung

der kranialen und kaudalen Kanälchen zu konstatieren. Während die ersten kranialen Kanälchen streng segmental auftreten und sich aus von Anfang an getrennten Nestern sich entwickeln, verliert sich die segmentale Anordnung bei den kaudalen Kanälchen vollständig und die Zellen, welche den Mutterboden derselben bilden, liegen nicht mehr in getrennten Haufen, sondern fliessen in ein Nierenblastem zusammen, das An- und Abschwellung zeigt, je nach der Zahl der Nachnierenkanälchen, die sich aus ihm entwickeln. Ich habe bis zu drei Nachnierenkanälchen gezählt, die sich aus einem solchen Nierenblastem entwickeln, wobei zwischen den einzelnen Kanälchen unverbrauchtes Material des Blastems zurückbleibt.

Kommt der Embryo zum Ausschlüpfen, so ist als funktionierendes Harnorgan nur die Vorniere da. Die Kanälchen der bleibenden Niere, sind noch nicht ausgehöhlt, geschweige denn in den primären Harnleiter durchgebrochen.

Rückbildung der Vorniere. Weitere Entwickelung von Vorniere und Nachniere.

1. Rückbildung der Vorniere.

Über die weiteren Schicksale der Vorniere ist noch folgendes zu berichten. Zunächst ist im Bereich des Pseudovornierenkanälchens und des gewundenen Abschnittes des primären Harnleiters ein Kutikularbesatz der Zellen aufgetreten, der manchmal eine freie Streifung zeigt. Nussbaum (78) giebt an, dass bei der Forelle das Epithel im gewundenen vorderen Abschnitt von einer gewissen Zeit ab wimpert, indem Cilien aus den zuerst nakten Zellen hervorsprossen. In Fig. 30 gebe ich den Quer-

schnitt der Vorniere eines jungen Lachses 119 Tage nach der Befruchtung. Das Fischchen war mit Zenkerscher Flüssigkeit fixiert worden. Diese Flüssigkeit ist für Erhaltung von Flimmerhaaren sehr geeignet, wie ich mich oft im mikroskopischen Kurs überzeugen konnte. In Fig. 30 sieht man nur einen deutlichen Kutikularbesatz, der nur manchmal und dann auch nur undeutlich gestreift ist. An verklebte Flimmerhaare, die eine fast homogene Schicht liefern, ist nicht zu denken; die Zenkersche Flüssigkeit löst z. B. den Kutikularbesatz der Darmepithelien in einen deutlichen Bürstenbesatz auf. Dagegen wäre es eventuell möglich, dass geronnener Inhalt lange Flimmerfäden vorgetäuscht hat. Trotzdem kann Nussbaum im Recht sein.

Die Rückbildung der Vorniere habe ich nicht bis zum vollständigen Schwunde verfolgen können, trotzdem ich 1½ jährige Tiere untersucht habe. Am frühesten treten Rückbildungserscheinungen am Glomerulus der Vorniere auf. Zwischen dem 185. und 192. Tage nach der Befruchtung, also am Ende des dritten Monates nach dem Ausschlüpfen beginnt beim Lachs das Hauptafferens, das ja allein noch übrig ist, sich zu verengen, das gleiche finden wir bei dem Vas efferens. Am 192. Tage (der Dottersack war noch vorhanden) ist sowohl Vas afferens und efferens verschwunden. Infolgedessen fällt der Glomerulus wie ein leerer Schlauch zusammen. Dagegen bleiben die beiden Pseudonephrostomata erhalten. Am 199. Tage nach der Befruchtung ist die Vornierenkammer noch vollständig erhalten, die beiden Pseudonephrostomata sind verengt, der primäre Harnleiter ist noch vollständig unberührt und kontinuierlich. Am 213. Tage ist noch alles unverändert. Nur der vordere Abschnitt des primären Harnleiters erscheint weniger voluminös und an einzelnen Stellen ist ein Lumen nicht mehr nachweisbar. Am 227. Tage nach der Befruchtung erscheint das Pseudovornierenkanälchen sehr gestreckt, der vordere Abschnitt des primären Harnleiters ist windungsärmer, sehr dünn und erweitert sich bei dem Über-

gang in den gestreckten Abschnitt ziemlich plötzlich ähnlich, wie das Balfour und Parker (82, pag. 416) von Lepidosteus beschreiben. Vom 227. Tag bis zum 468. Tag ändern sich die Verhältnisse nicht mehr viel. Am 617. sind der Glomerulus, die Vornierenkammer und das Pseudovornierenkanälchen verschwunden. Der vordere Abschnitt des Harnleiters ist aber noch immer vorhanden und in kontinuierlichem Zusammenhang mit den hinteren Abschnitten. Der ganze vordere Abschnitt des Nierensystems, der bis jetzt eine einheitliche Masse darstellte, ist gespalten und diese Spaltung setzt sich kaudalwärts bis in das Bereich der bleibenden Niere fort. Während der Rückbildung der Vorniere nimmt das sogenannte lymphoide Gewebe an Masse zu, so dass eine Massenabnahme des Organes nicht stattfindet. Über den 617. Tag hinaus besitze ich keine Beobachtungen. Ich habe deshalb die Angaben Balfours (81, pag. 460) nicht kontrollieren können, dass bei Teleostiern und Ganoiden die ganze larvale Vorniere mit einem verschieden grossen Teil der Urniere im ausgebildeten Zustand verschwindet und an deren Stelle ein lymphdrüsenähnliches Organ tritt.

2. Urniere.

Die Urnierenkanälchen machen von dem Moment ihrer vollständigen Ausbildung, die ungefähr mit dem letzten Fünftel der Gesamtentwickelung abschliesst, ein Stadium der Ruhe durch, das noch im ersten Monat nach dem Ausschlüpfen anhält. Die einzelnen Urnierenkanälchen nehmen in dieser Zeit durch Teilung ihrer Elemente etwas an Grösse zu. Das ist aber auch die einzige Veränderung, die nachzuweisen ist. Zur Zeit des Ausschlüpfens erscheinen sie auf dem Längsschnitt noch als solide kugelige Gebilde, die regelmässig völlig unabhängig von ihrer Umgebung dorsal vom primären Harnleiter liegen. Mit dem

Moment des Ausschlüpfens beschleunigt sich das Tempo, in welchem die Massenzunahme vor sich geht; gleichzeitig wird eine besondere Kapsel um das Kanälchen gebildet. Aber erst im zweiten Monat nach dem Ausschlüpfen beginnt eine Formenänderung,



Textfigur 18.

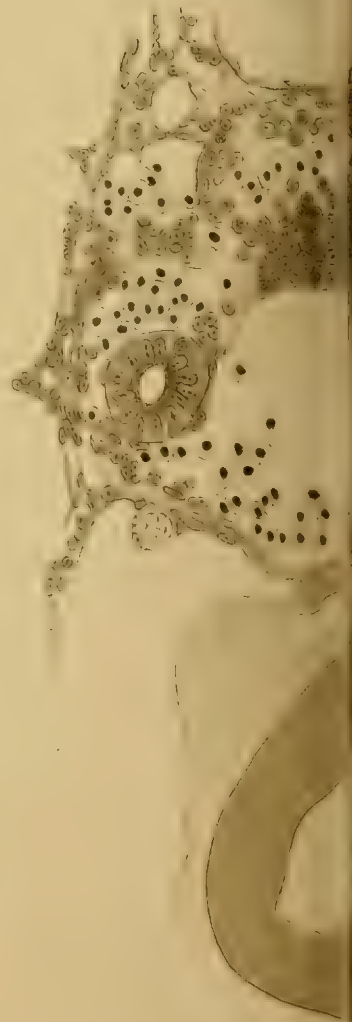
Figurenerklärung: junger Lachs (256 Tage nach der Befruchtung, Ende des fünften Monats nach dem Ausschlüpfen).
Beginnende Teilung des primären Urnierenkanälchens in sekundäre Urnierenkanälchen. Sekundäre Nachnierenkanälchen.

indem jedes einzelne Urnierenkanälchen sich in 2—3 Teilstücke teilt (sekundäre Urnierenkanälchen).

Textfigur 18 giebt ein solches geteiltes Urnierenkanälchen wieder. Es ist die eine Hälfte des Nierenquerschnittes mit der



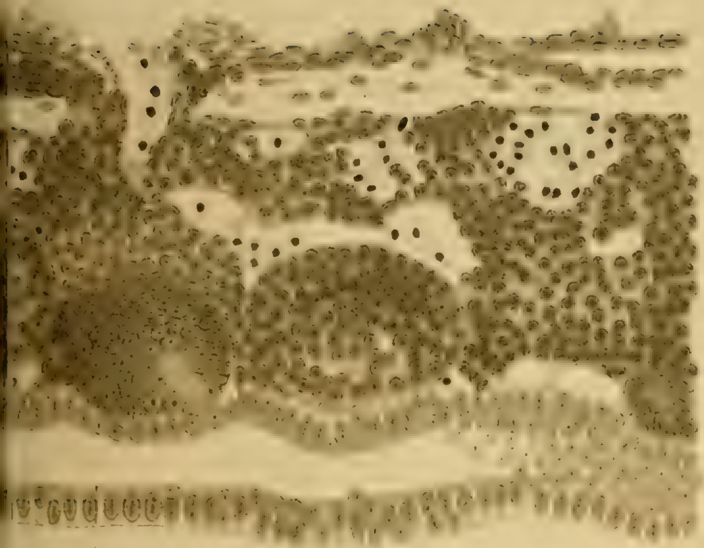






Felix del. C. Krapf lith.

24.

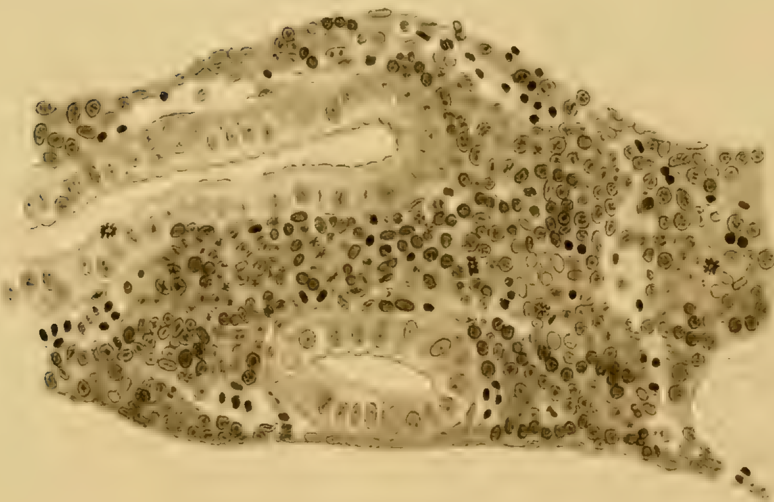


27.





30.







Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

nächsten Umgebung gezeichnet, um die Beurteilung der Grössenverhältnisse zu ermöglichen. Die ganze Niere samt dem pseudolymphoiden Gewebe wird von einer Kapsel umgeben, welche sie scharf von der Umgebung trennt. Von der Fläche, welche die Niere einnimmt, kommt nur der kleinste Teil auf Rechnung des Drüsenapparates, die Hauptmasse wird von dem pseudolymphoiden Gewebe und dem Venennetz der Kardinalvene eingenommen, das pseudolymphoide Gewebe erscheint in der Textfigur der geringen Vergrösserung wegen nur punktiert. Von den Drüsenkanälchenquerschnitten hebt sich einer durch seine dunkle



Textfigur 19.

Figurenerklärung: junger Lachs 9 Monate nach dem Ausschlüpfen.

Färbung und sein mehr kompakteres Aussehen hervor, das ist das gegen früher stark vergrösserte und nunmehr geteilte Urnierenkanälchen. Man kann die Teilung schrittweise von Anfang an verfolgen, es sind immer einwuchernde Blutgefässe, welche den ersten Anlass zum Zerfall in einzelne Stücke geben. Die Einwucherung der Blutgefässe geht so vor sich, dass man den Eindruck einer Aufknäuelung eines konzentrisch geschichteten Kanälchens erhält; und zwar betrifft diese Aufknäuelung nur die kaudalen $^3/_4$ des Kanälchens, das kraniale Viertel bleibt anfangs ungeteilt, rekonstruiert man, so sieht das Urnierenkanälchen wie nach hinten ausgefranst aus. Dabei wahren

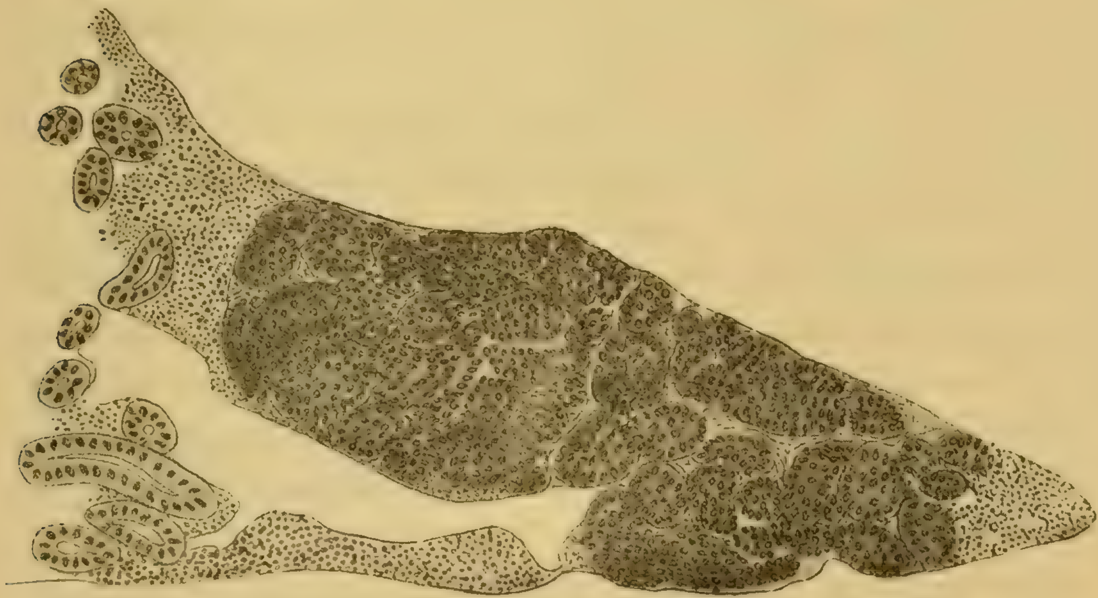
auch die einzelnen Teilstücke den charakteristischen histologischen Bau das Urnierenkanälchens, wie ich ihn oben dargestellt habe.

Während des weiteren Wachstums tritt jetzt eine rapide Massenzunahme der einzelnen sekundären Urnierenkanälchen ein. Jedes Teilstück nimmt sowohl an Dicke wie an Länge zu und jedes Teilstück teilt sich wieder, so dass wir in der Textfigur 19 jetzt einen ganzen Haufen von kleinen gewundenen, dabei aber vollständig soliden „Kanälchen" erhalten. Die Kerne sind bereits alle wandständig geordnet. Durch diese weiter gehende Teilung nähert sich die Grösse der neu entstandenen Kanälchen derjenigen der Nachnierenkanälchen. Der Färbbarkeitsunterschied — der in der Textfigur 19 noch zu wenig markant wiedergegeben ist — ist aber ein derartiger, dass auch der wenig Geübte sofort das Urnierenkanälchen oder vielmehr seine Teilungsprodukte als solche wiedererkennt. Trotz der enormen Grössenzunahme ist die Kapsel noch deutlich und schliesst das ganze Konvolut der aus dem einen Urnierenkanälchen hervorgegangenen Drüsenschläuche als etwas Besonderes gegen die Umgebung ab.

Textfigur 20 giebt endlich „das Urnierenkanälchen" bei meinem ältesten Lachs wieder. Das Konvolut von Drüsenschläuchen, das jetzt „das Urnierenkanälchen" repräsentiert, hat derartig an Masse zugenommen, dass jedes andere Gewebe (Nachnierenkanälchen, Gefässe, pseudolymphoides Gewebe) an dieser Stelle vollkommen verdrängt ist. Die Teilung ist noch weiter gegangen, so dass wir statt der 2—3 Teilstücke, wie wir sie bei Beginn der Formänderung vorfanden, jetzt weit über 50 vor uns haben. Die Massenzunahme des gesamten Drüsenkomplexes ist derartig, dass mit unbewaffnetem Auge bereits diese Drüse in der Drüse erkannt werden kann. Dabei sind die einzelnen Drüsenschläuche noch zum grössten Teile solid; ob die Lichtung, die in einzelnen Kanälchen wahrzunehmen ist, nicht ein Kunstprodukt ist, muss ich dahingestellt lassen. Auch hier ist trotz der enormen Entwickelung irgendwelche Beziehung zu dem primären Harnleiter

nicht zu konstatieren, das Ganze bleibt immer eine Drüse ohne Ausführungsgang. Auch eine Bildung, die mit einem Glomerulus zu vergleichen wäre, habe ich trotz aufmerksamen Suchens und trotzdem, dass mir eine geschlossene Entwickelungsreihe zur Verfügung stand, niemals finden können.

Diese Massenzunahme und die Entwickelung von zahlreichen Drüsenschläuchen aus einer einzigen Anlage heraus findet sich nicht bei allen Urnierenkanälchen. Wie die Zahl der zur Entwickelung gelangenden Urnierenkanälchen sehr stark schwankt, so auch die Anzahl der weiterwachsenden. Dabei findet man beide Seiten ein und desselben Tieres verschieden, so kann es kommen, dass auf der einen Seite nur ein, auf der anderen z. B. fünf solcher in Drüsenkonvolute umgewandelter Urnierenkanälchen zu zählen sind. Niemals werden alle angelegten Urnierenkanälchen umgewandelt und fast regelmässig sind es die am weitesten kranial gelegenen, welche sich nicht weiter ent-



Textfigur 20.

Figurenerklärung: Lachs 617 Tage nach der Befruchtung, ca. Mitte des 17. Monates nach dem Ausschlüpfen.

wickeln. Von den sich weiter entwickelnden erreichen auch wieder nicht alle die mächtige Ausbreitung, wie sie Textfigur 20 darstellt, gewöhnlich sind es nur zwei, einmal habe ich vier beobachtet. Die Lage ist ungemein wechselnd, da sie vollkommen frei liegende unabhängige Gebilde darstellen, können sie je nach der Entwickelung der Nachnierenkanälchen überall hin verdrängt werden, nur medial vom primären Harnleiter, zwischen diesem und der Kardinalvene findet man sie niemals, was bei ihrer von Anfang an vorhandenen Lagebeziehung zu den Nachnierenkanälchen (Fig. 23) nicht anders zu erwarten war. Sehr häufig werden sie ganz in die untere äussere Ecke der Niere gedrängt und kommen dann direkt über die Geschlechtsdrüse zu liegen. Niemals aber habe ich Beziehungen zwischen beiden konstatieren können. Je älter der junge Fisch wird, um so deutlicher macht sich eine Abnahme der Zahl der mächtig vergrösserten „Urnierenkanälchen“ bemerkbar; diese Abnahme beruht zum Teil auf einer Verschmelzung der Urnierenkanälchen derselben Seite untereinander. Die Ausdehnung des einzelnen Urnierenkanälchens ist schliesslich eine derartige, dass es bis zu dem nächstfolgenden reicht und mit diesem verschmilzt. Ich habe schliesslich die sekundären Urnierenkanälchen an geschlechtsreifen Forellen untersucht und sie auch bei diesen wieder gefunden. Auch hier ist ein grosser Drüsenkomplex vorhanden, der bereits mit blossem Auge zu erkennen ist und der durch eine Kapsel vollständig von seiner Umgebung abgeschlossen ist. Auch hier keine Beziehungen zum Harnleiter und den Geschlechtsdrüsen.

3. Nachniere.

Die primären Nachnierenkanälchen beginnen unmittelbar nach ihrer Anlage lebhaft zu wachsen. Zunächst strecken sie sich in die Länge. Dieser Streckung ist sehr bald eine Grenze

gesetzt und da das Längenwachstum lebhaft fortdauert, so ist die Folge eine Schlängelung des Kanälchens. Sehr häufig ist auch eine Teilung zu beobachten, und zwar so, dass wir das spätere blinde Ende gespalten finden, während das Ende, das später in den primären Harnleiter durchbricht, ungeteilt bleibt. Häufig wächst das eine Teilstück kranialwärts, das andere in kaudaler Richtung, so dass wir T-förmige Drüsenkanälchen erhalten (Sammelrohr, kranialer und kaudaler Schenkel). Dabei bewahren die Zellen stets ihre charakteristische Form, sie alle haben den chromatinarmen Kern mit dem einen Chromatinkorn. Die Präparate waren sämtlich doppelgefärbt (Hämatoxylin und Eosin). Alle übrigen Kerne nehmen einen leichten Eosinton an, die Kerne der primären Nachnierenkanälchen nicht, sie behalten ein eigentümlich mattes Blau, das durch den wenig gefärbten Kerninhalt auf das schärfste hervortritt, so dass selbst an Randschnitten sofort das Nachnierenkanälchen zu erkennen ist. Wir hatten oben gesehen, dass die ersten auftretenden Nachnierenkanälchen segmental angeordnet waren, aber bereits an dieser Stelle (pag. 395) war hervorgehoben worden, dass kaudalwärts die regelmässige Anordnung zu schwinden beginnt und wir an einzelnen Stellen ein Nierenblastem zur Beobachtung bekommen, das Material für drei Nachnierenkanälchen enthält. Mit dem Längenwachstum des Tieres geht ein Längenwachstum des primären Harnleiters Hand in Hand über jeder neugebildeten Strecke desselben, werden immer wieder neue Nachnierenkanälchen gebildet und je später letztere gebildet werden, um so unregelmässiger wird ihre Anordnung. Ich bezeichne alle diese Kanälchen als primäre Nachnierenkanälchen.

Je älter das Tier wird, auf um so grössere technische Schwierigkeiten stösst die Untersuchung. Nicht nur die einzelnen Schenkel eines Nachnierenkanälchens, auch das Sammelrohr und schliesslich der primäre Harnleiter selbst schlängeln sich. Man erhält auf Schnitten so viele Drüsenkanälchen, dass nur noch das

Modell Klarheit in ihre Beziehungen schafft. Gegen Ende des zweiten Monates nach dem Ausschlüpfen beginnt der Durchbruch der Nachnierenkanälchen erster Ordnung in den primären Harnleiter. Ich kann hier nur die Angaben Emerys (82) bestätigen. Das durchbrechende Nachnierenkanälchen spaltet den primären Harnleiter und bildet so einen Teil von dessen dorsaler Wandung. Da die Zellen des primären Harnleiters Eosin annehmen, die des Nachnierenkanälchens nicht (ein Färbbarkeitsunterschied, den auch bereits Emery konstatiert), ist ein Zweifel, welche Zellen dem einen oder dem anderen angehören, gar nicht möglich. Sehr häufig sitzt die Einmündungsstelle auf der höchsten Stelle einer Schlinge des Harnleiters, man ist dann sehr leicht einer Täuschung ausgesetzt, weil dann auf dem Querschnitt dem primären Nachnierenkanälchen eine Ausbuchtung des Harnleiters entgegen wächst. Bei Kontrolierung der benachbarten Schnitte wird man leicht feststellen, dass diese Ausbuchtung des Harnleiters nur eine scheinbare ist, hervorgerufen durch dessen Schlängelung. Ich erwähne diesen Umstand nur deshalb, weil in der Litteratur sich Angaben über Ausstülpungen des primären Harnleiters finden, die vielleicht aus diesem Irrtum entstanden sind [v. Wittich (53, pag. 131), Waldeyer (79, pag. 119), Semper (75, pag. 10), Schultz (75), Semon (92).

Was das Hohlwerden der Nachnierenkanälchen anbelangt, so herrscht hier vollständige Regellosigkeit; es werden gewöhnlich nicht die zuerst gebildeten Kanälchen hohl und brechen dieselben nicht als erste in den Harnleiter durch. Das Hohlwerden und das Durchbrechen erfolgt sprungweise bald hier, bald dort. Die Bildung des Malphigischen Körperchens geht so vor sich, dass das blinde Ende des Nachnierenkanälchens, welches den Glomerulus aufnehmen soll, eine Blase treibt. Das auskleidende Epithel des Kanälchens bleibt hoch bis dicht zu dem Übergang in die Blase, hier wird es plötzlich platt. Die Blase wird durch eine solide Wucherung eingestülpt, erst eine Weile später lassen

sich in der soliden Wucherung Gefässlumina erkennen und damit ist der Glomerulus gebildet. Woher das Vas afferens des Glomerulus gespeist wird und wohin das Vas efferens mündet, darüber habe ich mir keine feste Ansicht bilden können; die Entscheidung dieser Frage ist eine enorm schwierige. Ich kann nur soviel sagen, dass von der Seite, von einer Interkostalarterie, her arterielle Gefässe in die Niere eintreten, die sich dort in einzelne Äste spalten, manchmal lässt sich ein Ast bis in die Nähe eines Glomerulus verfolgen. Ich bin also nicht einmal imstande, dem Vas afferens mit Sicherheit einen arteriellen Charakter zuzusprechen.

Noch während im kaudalen Abschnitt neue primäre Nachnierenkanälchen angelegt werden, treten ungefähr am 150. Tag nach der Befruchtung bei dem Lachs zwischen den vordersten primären Kanälchen neue auf, die ich als sekundäre bezeichne. Ein solches sekundäres Nachnierenkanälchen (in der Textfig. 18 sind zwei solche dicht am primären Harnleiter unterhalb des Urnierenkanälchen abgebildet) wiederholt typisch die Entwickelung und den histologischen Bau eines primären. Wir haben genau denselben schichtenförmigen Bau, dieselbe Farbenreaktion und die Anlage aus nur wenigen Zellen, dicht am primären Harnleiter gelegen. Die primären Nachnierenkanälchen haben sich zu richtigen Drüsenschläuchen umgeformt und haben ihre Vorliebe für Hämatoxylin und ihr Zurückweisen des Eosin verloren (nur der unmittelbar an der Glomerulus angrenzende Teil behält die alte charakteristische Färbbarkeit, so dass jetzt die tiefblauen sekundären Kanälchen von den hellroten primären scharf abstechen. Dieser Farbunterschied ermöglicht es mit aller Bestimmtheit irgendwelche Beteiligung der primären Kanälchen an dem Aufbau der sekundären auszuschliessen. Die sekundären Kanälchen entstehen völlig unabhängig von dem primären genau wie diese aus einem Zellenmaterial, dessen Herkunft nicht mit Bestimmtheit anzugeben ist. Eine Beteiligung

des Cölomepithels ist jetzt mit aller Sicherheit auszuschliessen. Jetzt nämlich am ausgeschlüpften Tiere ist die ganze Nierenmasse (primäre Harnleiter plus Kardinalvene, plus Drüsenkanälchen, plus pseudolymphoides Gewebe) vom Cölomepithel durch eine breite Schicht zellenarmes Bindegewebe getrennt. Es wäre hier ganz unmöglich Einstülpungen, hohl oder solid, des Cölomepithels zu übersehen. Das Cölomepithel ist völlig platt, nur an der Stelle, wo die Geschlechtsdrüse angelegt wird, kann von einer Wucherung desselben die Rede sein. Wir sind auch hier wieder genötigt ein Nierenblastem anzunehmen, das allerdings in früher Zeit vom Cölomepithel geliefert sein kann, wie vielleicht das Blastem für die primären Kanälchen, oder das vielleicht von den abgesprengten Zellen der Stammvenenwand geliefert wird.

Die sekundären Nachnierenkanälchen entstehen immer nur direkt am primären Harnleiter. Hier können sie allerdings an allen Stellen der Wand desselben entstehen, selbst am ventralen Umfange desselben sieht man sie nicht selten angelegt. Irgend welche Ordnung ist in ihrem Auftreten nicht zu bemerken, man kann bis zu drei Anlagen auf ein und demselben Querschnitt wahrnehmen. Während die primären Nachnierenkanälchen die Region der Urnierenanlage nicht überschreiten, gewöhnlich in der Mitte des Verlaufes des primären Harnleiters beginnen, rücken die sekundären Kanälchen kranialwärts vor, so dass man sie auch über der Harnleiterstrecke zwischen Vorniere und Urniere findet.

In ihrer weiteren Entwickelung folgen sie vollständig dem Vorbilde der primären, sie brechen direkt in den primären Harnleiter durch, sie können sich teilen, schlängeln u. s. w. Soweit sich die Anlage der primären Kanälchen kaudalwärts erstreckt, soweit reicht auch das Feld für die Anlage der sekundären.

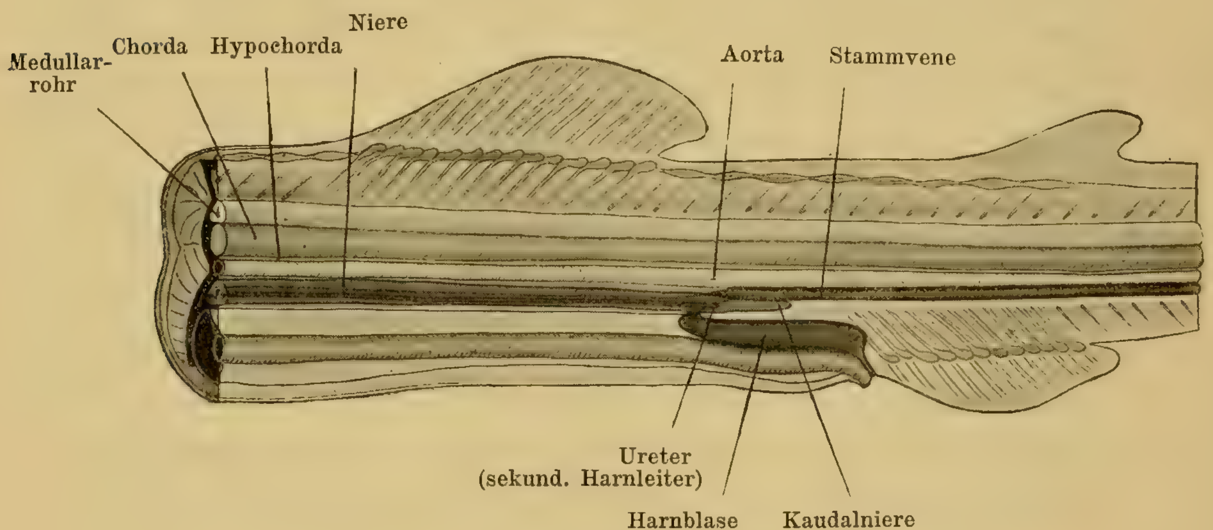
Sind im vorderen Abschnitte primäre und sekundäre Nachnierenkanälchen vollkommen entwickelt, so tritt endlich die An-

lage einer letzten Serie von Nachnierenkanälchen auf, die ich als tertiäre bezeichne. Auch diese sind in der Entwickelung und dem histologischen Bau, der Färbbarkeit vollständig den primären und sekundären gleich. Sie unterscheiden sich von den primären und sekundären einmal durch die Zeit ihres Auftretens, dann durch den Ort desselben. Die tertiären Kanälchen können überall angelegt werden, im Anschluss an den primären Harnleiter und an die primären und sekundären Kanälchen. Ich finde sie mit Vorliebe an den einzeln ausgebildeten Drüsenkanälchen, denen man es nicht mehr ansehen kann, ob sie primäre oder sekundäre sind, ansitzen. Frei finden sie sich niemals, es ist das charakteristisch für alle Nachnierenkanälchen. Auch bei ihnen lässt sich mit aller Bestimmtheit eine Abstammung von den primären und sekundären Nachnierenkanälchen bestreiten. Sobald die sekundären Kanälchen ausgebildet sind, verlieren auch sie, wie die primären, die charakteristische Färbbarkeit, sodass die tertiären scharf von ihnen zu trennen sind. Diese tertiären Nachnierenkanälchen sind es, die hauptsächlich das Dickenwachstum der ganzen Niere veranlassen; an der Stelle, wo sie sich anlegen, brechen sie durch, so dass wir jetzt ein Sammelrohr bekommen, gebildet von einem primären oder sekundären Nachnierenkanälchen, in welches eine ganze Reihe von Drüsenschläuchen einmündet. Jeder tertiäre Schlauch erhält einen Glomerulus.

Ich kann den Abschnitt über die Nachniere nicht schliessen, ohne auf einen wichtigen Teil derselben einzugehen, der in der zoologischen Litteratur als Kaudalniere bezeichnet wird.

Textfigur 21 stellt eine Kombinationsfigur nach einem Längsschnitt und einem Modell von einem Lachs 154 Tage nach der Befruchtung dar. An dem Längsschnitt ist zur besseren Orientierung schematisch ein Querschnitt angezeichnet. Es folgen sich der Reihe nach Medullarrohr, Chorda, Hypochorda, Aorta, Niere. In der Niere sieht man auf dem Querschnitt drei Lu-

mina, die Stammvene und die beiden primären Harnleiter. Die Stammvene durchsetzt die Niere bis zum kranialen Ende der Harnblase. Hier angekommen ändert sie ihre Lage, durchbricht dorsalwärts die Niere und liegt frei über ihr. Das in der Niere liegende Stück der Vene ist grau, das frei liegende Stück schwarz wiedergegeben. Das Stück der Niere zwischen freier Stammvene und Harnblase wird als Kaudalniere bezeichnet. In der Kaudalniere, die in diesem Alter erst im Beginn ihrer Entwickelung begriffen



Textfigur 21.

Figurenerklärung: Lachs 154 Tage nach der Befruchtung, Anlage des Ureter. Die Figur ist nach einem Längsschnitt entworfen, in welchen die Verhältnisse des primären Harnleiters und der Harnblase entsprechend einem Modell, das ich nach der Querschnittsserie eines Lachses vom gleichen Tage anfertigte, eingezeichnet worden sind.

ist, haben wir keinen primären Harnleiter mehr. Derselbe verlässt gleichfalls am vorderen Rande der Harnblase die Niere und geht ventralwärts zur Harnblase. In der sogenannten Kaudalniere finden sich alle drei Arten von Nachnierenkanälchen, zu dieser Zeit allerdings nur primäre. Diese primären Nachnierenkanälchen, die hier wie überall in loco entstehen, sind von dem Cölomepithel durch die ganze Dicke der Harnblase getrennt, schon C. K. Hoffmann (86) wird durch diesen Umstand

darauf geführt (pag. 627), dass dieselben entweder nur durch Sprossung von den am weitesten nach hinten gelegenen, durch Einstülpung gebildeten Harnkanälchen oder durch Neubildung entstehen müssen. Es handelt sich nun um die wichtige Frage, wie erreichen die Nachnierenkanälchen der Kaudalniere den Ausführungsgang? Das geschieht dadurch, dass für die Kaudalniere ein besonderer Ausführungsgang (sekundärer Harnleiter) gebildet wird. Dieser sekundäre Harnleiter entsteht aus zwei verschiedenen Quellen. Einmal stülpt der primäre Harnleiter gerade an der Stelle (Textfig. 21), wo er kranial- oder ventralwärts umbiegt, um zur Harnblase zu gelangen, einen Blindsack vor, der in Textfigur 21 als sekundärer Harnleiter bezeichnet ist, andererseits verlängert sich ein Nachnierenkanälchen derartig, dass es kranialwärts vorwächst, das blinde Ende des sekundären Harnleiters erreicht und in dieses durchbricht. Wir haben also in der Bildung dieses sekundären Harnleiters ein Gebilde vor uns, wie es bisher nur für die Amnioten beschrieben wurde. Was dort im grösseren Massstab geschieht, dass ein von dem primären Harnleiter ausgestülpter Ureter den aus einem Nierenblastem gebildeten Nachnierenkanälchen entgegenwächst und sich mit ihnen vereinigt, erfolgt hier im kleineren Massstabe. Diese Bildung eines Ureters rechtfertigt wohl vollständig die Bezeichnung „Nachnierenkanälchen". C. K. Hoffmann (86, pag. 628) beschreibt gleichfalls die Bildung eines sekundären Harnleiters bei Salmen. Er lässt denselben sich an der Stelle anlegen, wo der primäre Harnleiter in die Harnblase mündet (pag. 628, Textfig. III). Erst später bei jungen Tieren 3—4 Monate nach dem Ausschlüpfen treten die von mir geschilderten Verhältnisse ein. Da die Tafelfiguren 101 und 102 Hoffmanns, die seiner Rekonstruktion (Textfigur III) zu Grunde liegen, mit meinen Präparaten, nach denen die Rekonstruktion meiner Textfigur 21 angefertigt wurde, übereinstimmen, muss ich die Richtigkeit der Hoffmannschen Textfigur III bezweifeln.

Wir haben die Nachnierenkanälchen der Salmoniden nun in zwei Gruppen zu trennen, die eine Gruppe, die sogenannte Bauchniere bildend, mündet in den primären, die andere Gruppe, die sogenannte Kaudalniere bildend, mündet in den sekundären Harnleiter (Ureter). Streng genommen würde also nur die Kaudalniere der Salmoniden der Nachniere der Amnioten entsprechen.

Rechte und linke Seite sind in Bezug auf die Ureterenbildung ungleich: der rechte Ureter nur entspricht der oben gegebenen Beschreibung, links ist die Ausstülpung des primären Harnleiters nur eben noch vorhanden, es ist entweder kein Nachnierenkanälchen da, welches in sie durchbricht, oder wenn es da ist, nicht so entwickelt wie das der rechten Seite. In der That münden alle Nachnierenkanälchen fast durchweg in den Ureter der rechten Seite. Mit dem Längenwachstum der Kaudalniere tritt selbstverständlich auch ein Längenwachstum des sekundären Harnleiters (Ureter) ein. Doch ist es nach erfolgter Vereinigung von Ureter und Nachnierenkanälchen (und diese erfolgt sehr früh, so dass es sehr schwer ist, das oben geschilderte Stadium mit dem blind endigenden Ureter zu erhalten) unmöglich zu sagen, ob das Längenwachstum des sekundären Harnleiters durch Verlängerung des eigentlichen Ureters oder durch die Verlängerung des Nachnierenkanälchens erfolgt.

Verhältnis zwischen Vorniere und Urniere.

Die Frage, ob Vorniere und Urniere homologe Gebilde sind, wird verschieden beantwortet. Von neueren Autoren erklären sich van Wijhe (88), Rückert (88), Semon (92) gegen eine Homologie, Field (91) für dieselbe. Nach Field (pag. 330 und folgende) sind Vorniere und Urniere in ihrer primitiven Anlage gleich und Teile einer einzigen fortlaufenden Drüse, welche sich bei den Vorfahren der Wirbeltiere über alle die-

jenigen Somiten erstreckte, in welchen später bei den Nachkommen beide Drüsen gefunden werden. Als beweisend sieht er für seine Ansicht an: 1. dass eine scharfe Grenze zwischen Vorniere und Urniere schwierig zu ziehen ist; 2. stellt er alle übereinstimmenden und einander widersprechenden Befunde bei Vorniere und Urniere zusammen und glaubt das Gewicht der übereinstimmenden Punkte wäre gross genug, um beide Organe von einer gemeinsamen Anlage abzuleiten. Er fügt allerdings vorsichtig hinzu: „I do not think, that such tabulation of the resemblances and differences gives an adequate insight into the true relationshipes of the structures.“ Wer die Zusammenstellung bei Field nachliest, wird wohl alle die Thatsachen, die Field als übereinstimmend bei beiden Organen anführt:

1. Glomeruli: a) Aufbau beider; b) Entwickelung beider ausserhalb des Exkretionssystems an einander, wenigstens sehr nahe entsprechenden Körperregionen und spätere Einstülpung in dasselbe; c) Gefässversorgung beider von der Aorta.
2. Drüsen: a) Aufbau beider aus längsverlaufendem Ausführungsgang und querverlaufenden Drüsenkanälchen, welche Ausführungsgang und Cölom miteinander verbinden; b) die metamere Anordnung der Drüsenkanälchen; c) gleiche Lagebeziehung zur Kardinalvene,

als nicht gerade sehr gewichtig anerkennen, dagegen die widersprechenden Befunde als sehr wichtig bezeichnen. Als widersprechende Befunde führt Field an:

1. Glomeruli: a) der Glomerulus der Vorniere liegt in der Leibeshöhle, der der Urniere in den Querkanälchen; b) der Glomerulus der Vorniere ist eine einheitliche Bildung, die Glomeruli der Urniere sind getrennte Gebilde.
2. Drüsen: a) die Vornierenkanälchen werden von der Somatopleura, die der Urniere von Somato- und Splanchnopleura gebildet; b) die Drüsenkanäle der Vorniere entwickeln sich

im Zusammenhang mit dem Ausführungsgang, die Drüsenkanäle der Urniere verbinden sich sekundär mit ihm.

3. Vornierenkanälchen und Urnierenkanälchen entwickeln sich in einem und demselben Körpersegment.

Field fühlt das selbst und bemüht sich deshalb, das Gewicht dieser Thatsachen abzuschwächen und es ist nicht zu leugnen, dass er das in sehr geistreicher Weise versucht. Über den Unterschied der zeitlichen Entwickelung geht er allerdings mit einer sehr allgemeinen Wendung hinweg (pag. 302): It seems probable therefore that in vertebrates which came to lead an independent existence early in life, an anterior portion (sc. die Vorniere) of the gland and the whole duct are differentiated before the posterior part (sc. die Urniere) for the immediate purpose of the larva. Was Field gegen die widersprechenden Befunde bei Bau und Lage des Glomerulus einwendet, kann ich übergehen, da ja — wie ich oben gezeigt habe — mechanische Verhältnisse die verschiedene Entwickelung und Lage desselben bewirken. Den Unterschied, dass die Vornierenkanälchen nur von der Somatopleura, die Urnierenkanälchen von beiden Seitenplatten gebildet werden, sucht Field in sehr glücklicher Weise folgendermassen zu beseitigen: „Die erste Anlage der Urniere bei Amphibien besteht in einem Zellenhaufen, welcher aus dem Nephrotom Rückerts hervorgegangen ist und somit beide Lamellen, Somato- und Splanchnopleura enthalten muss. Dieser Zellenhaufen wandelt sich später in ein blindes Kanälchen um, dieses wächst an seiner dorsalen Seite aus und verbindet sich mit dem primären Harnleiter.“ Letzteren Prozess vergleicht Field mit der Ausstülpung der Somatopleura, welche die Bildung der Vornierenkanälchen einleitet. Da das Auswachsen des Urnierenkanälchens nur an der Aussenseite desselben erfolgt, besteht dasselbe nur aus Somatopleura, sein Endprodukt, das Hauptkanälchen, ist also gleichwertig dem Vornierenkanälchen, während die Bowmansche Kapsel und das Nephro-

stomalkanälchen homolog dem dorsalen Winkel der Leibeshöhle sind. Es kann sehr gut möglich sein, dass Field heute mehr im Recht ist, als er damals wusste. Nach Zieglers (88) bereits citierter Mitteilung und meinen Angaben über die Anlage des Urnierenkanälchens des Hühnchens ist wahrscheinlich das Zellenmaterial, aus welchem das Urnierenkanälchen sich entwickelt, nur als zur Somatopleura gehörig zu betrachten. Aber mag auch dies alles der Fall sein, Rückert sagt ganz richtig 92, pag. 678): „Aber Field lässt ein Moment unberücksichtigt, das namentlich im Zusammenhalt mit der Thatsache, dass rudimentäre Urnierenkanälchen im Bereiche der Vorniere auftreten, ausschlaggebend gegen die Homodynamie ist, nämlich die von mir zuerst hervorgehobene Thatsache, dass das Urnierenkanälchen aus einem anderen, weiter dorsal gelegenen Abschnitte des Nephrotoms entsteht, als das Vornierenkanälchen."

Was endlich die Thatsache anbetrifft, dass im gleichen Segment Vornieren- und Urnierenkanälchen nebeneinander vorkommen (Rückert, Hoffmann, Semon, ich), so wendet Field ein: Das Vorkommen von Überresten der kanalähnlichen Kommunikation zwischen Ursegment und Seitenplatten beweist noch nicht, dass wir es mit einem Urnierenkanälchen zu thun haben, dazu gehöre der Nachweis, dass dieser Überrest sich ausstülpt und mit dem primären Harnleiter sich verbindet. Ist aber dieser Nachweis erbracht, so wäre durch denselben seine Hypothese, dass Vorniere und Urniere Teile ein und desselben Ahnenorganes sind, nicht erschüttert. Wie in der Urniere in jedem einzelnen Segment neben dem ersten (primären) Urnierenkanälchen später neue sekundäre Kanäle auftreten, so kann diese Vermehrung bereits im Ahnenorgan aufgetreten sein vor der Trennung desselben in Vorniere und Urniere. Das zweite im gleichen Segmente neben dem Vornierenkanälchen auftretende Kanälchen braucht deshalb nicht als Urnierenkanälchen aufgefasst zu werden, sondern als ein sekundäres Vornierenkanälchen.

Rückert (88a, 92) weist darauf hin, dass Vornieren- und Urnierenkanälchen, wenngleich sie nicht homodynam sein können, doch in mehreren wesentlichen Punkten ihrer Entwickelung miteinander übereinstimmen und versucht diese Thatsache damit zu erklären, dass die Urnierenkanälchen phylogenetisch vielleicht als eine zweite, vervollkommte Generation von Exkretionskanälchen aufgefasst werden müssten, die etwa in analoger Weise entstanden sein könnten, wie bei der Urniere selbst jüngere Generationen (sekundäre u. s. w. Kanälchen) und zwar ebenfalls dorsal von den primären, auftreten.

In Semon (92) lese ich (pag. 166): „Zusammenfassend können wir sagen: Der Bau der Vorniere und der Urniere im ganzen und den einzelnen Teilen, die Lagebeziehungen beider zu einander, die Art ihrer Entstehung aus den Ursegmenten und die zeitliche Aufeinanderfolge dieser Entstehung liefern einen geschlossenen Beweis für die Richtigkeit der Rückertschen Auffassung der Urnierenkanälchen als einer zweiten vervollkommten Generation der Vornierenkanälchen, welche in dem ausführenden Teil der ersten Generation einen fertigen Exkretionskanal vorfanden. Jene neue Generation entwickelt sich vornehmlich von den distalen Teilen der Vorniere aus, ganz ähnlich wie auch später an der Vorniere selbst wieder die distalen Abschnitte vor den proximalen durch stärkeres Wachstum ausgezeichnet sind. Im Bereiche des Auftretens der zweiten Generation (Urniere) also distal, werden die Querkanäle der ersten Generation allmählich rudimentär und der Malpighische Körper bildet sich in Nebenniere um. Wahrscheinlich ist es diese Umbildung und der Funktionswechsel des Malpighischen Körpers der Vorniere, der den Anstoss giebt zur Rückbildung und zum gänzlichen Verschwinden der Querkanälchen der Vorniere im kaudalen Abschnitte des Rumpfes."

Sowohl die Rückertsche wie die Semonsche Auffassung gründen sich auf das Nebeneinandervorkommen von Kanälchen

beider Drüsen in demselben Rumpfsegment. Dieses Nebeneinandervorkommen ist nachgewiesen bei Selachiern (Rückert), Reptilien (C. K. Hoffmann), Cöciliern (Semon), Vögeln (ich). Wo es nachgewiesen wurde, geschah es nur im Bereiche so weniger Segmente, dass die Rückertsche Hypothese die Fieldschen Anschauungen nicht niederkämpfen konnte. Heute liegen die Verhältnisse anders, es steht jetzt ein Thatsachenmaterial zur Verfügung, das stark zu Gunsten der Rückertschen Hypothese und ganz entschieden gegen Field spricht. Das Hauptargument muss in dem Nachweis gesucht werden, dass Vorniere und Urniere über einen grossen Abschnitt des Rumpfes nebeneinander vorkommen können. Die best entwickelte Vorniere unter den Kranioten würden nach den Darlegungen von Price (96) die Myxinoiden besitzen. Alles, was bisher als Urniere bei Bdellostoma aufgefasst wurde, stellt sich nach der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung als Vorniere heraus, so dass wir eventuell bei den Myxinoiden überhaupt keine Urniere hätten, wenn wir nicht dieselbe entweder in den bisher unerklärlichen dorsalen Drüsenkanälchen von Myxine oder in den später sekundär sich entwickelnden Vornierenkanälchen sehen wollen. Bekanntlich hat W. Müller (75, pag. 113) an der dorsalen Wand des primären Harnleiters eine geringe Anzahl von Ausbuchtungen gefunden, welche alle gegen die anliegende Hohlvene gerichtet sind und in deren Lumen vorspringen. Diese Ausbuchtungen enthalten im Innern je einen Glomerulus, welcher durch die dünne ihn umgebende Kapsel von der gleichfalls dünnen Wand der Hohlvene geschieden wird. Der Bau der Glomeruli und ihrer Kapsel verhält sich wie in den hinteren Abschnitten des Harnleiters. Es käme alles darauf an, die Entwickelung dieser dorsalen Kanäle zu ermitteln und es ist vielleicht Hoffnung vorhanden, dass das Pricesche Material dazu ausreicht.

Wir können aber ebensogut die Urnierenkanälchen der My-

xinoiden in den sich entwickelnden sekundären Vornierenkanälchen suchen. Wer die Ergebnisse von Price über die Entstehung der Vorniere mit den Angaben über die Vorniere des ausgebildeten Tieres vergleicht (Weldon (84), Kirkaldy (94), Semon (96)), der wird wohl ohne weiteres zugeben müssen, dass eine sekundäre Vermehrung der Vornierenkanälchen eingetreten ist. Diese sekundären Vornierenkanälchen könnten als erstes Auftreten einer Sonderung des Exkretionssystems in Vorniere und Urniere aufgefasst werden. Ebenso gewaltig entwickelte Vornieren hätten nach meiner Ansicht Crocodilus biporcatus und Chelonia midas, nach diesen Ichthyophis. Nach meiner oben entwickelten Hypothese würde bei Crocodilus bip. und Chelonia mid. die Vorniere so weit reichen, so weit die Nephrostomata dritter Ordnung reichen (siehe Textfigur 16). Entsprechend den Nephrostomata erster Ordnung hätten wir entweder einen rudimentär angelegten Abschnitt der Vorniere, oder einen bereits in Rückbildung begriffenen. Vergleichend entwickelungsgeschichtliche Gründe sprechen für die letztere Thatsache. In dem Abschnitt der Harndrüse, welche die Nephrostomata zweiter Ordnung enthält, bietet sich uns eine sekundär veränderte Vorniere; die Vornierenkammern sind verschmolzen, die Nephrostomalkanälchen abortiert. Erst im dritten Abschnitt der Harndrüse finden wir reine Vorniere, allerdings auch hier mit rückgebildeten Nephrostomalkanälchen vor uns. Neben dieser reinen Vorniere hätten wir aber bereits Urniere. Wiedersheim (90, pag. 433) beschreibt wenigstens, dass gegen die Beckenregion zu die regelmässige Lage der Glomeruli an der medialen Seite aufhört und man dieselbe nun in sehr grosser Anzahl an den allerverschiedensten Stellen der embryonalen Harndrüse antrifft. Mit dem Auftreten der unregelmässig liegenden Glomeruli hätten wir den Bezirk der Urniere erreicht. Wie weit die Vorniere in meinem Sinne kaudalwärts reicht, kann ich aus der Wiedersheimschen Arbeit nicht bestimmen, dazu gehörte eine erneute Untersuchung der

Präparate. Immerhin hätten wir auf eine grössere Strecke Vorniere und Urniere zusammen.

Ist die Vornierenkammer von Ichthyophis eine innere, so ist sie ein Bestandteil des Vornierenkanälchens. Soweit die Vornierenkammer reicht, soweit erstreckt sich der Vornierenbezirk. Nach Semon (91, pag. 102) setzt sich die Vornierenkammer in ein allerdings solides Epithelrohr fort, das sich kaudalwärts verfolgen lässt, soweit überhaupt Nephrotombildungen erfolgen. Somit hätten wir bei Ichthyophis im ganzen Urnierenbezirk Rudimente der Vorniere liegen.

Alle diese Angaben, die sämtlich — ich hebe das ausdrücklich hervor — mit der Richtigkeit meiner Hypothese über die Vornierenkammer stehen und fallen, sprechen gegen die Fieldsche Ansicht und stark zu Gunsten der Rückertschen Hypothese. Ich fasse deshalb mit Rückert die Urnierenkanälchen als eine zweite Generation von Exkretionskanälchen auf, die dorsal von den Vornierenkanälchen aufgetreten sind und sich unter anderen mechanischen Bedingungen entwickelt haben.

Die Urniere der Salmoniden.

Ich habe bis an diese Stelle die Besprechung der von mir als Urniere bezeichneten Drüsenschläuche der Salmonidenniere verschoben. Habe ich ein Recht von einer Urniere bei den Salmoniden zu sprechen oder nicht? Dass wir bei den Salmoniden drei verschiedene Abschnitte des Nierensystems vor uns haben, steht ausser aller Frage. Die Berechtigung der Bezeichnung Vorniere habe ich dargethan, die Berechtigung der Bezeichnung Nachniere geht aus dem Nachweis, der Entstehung der Drüsenkanälchen aus einem besonderen Nierenblastem und der Bildung eines Ureters hervor. Emery (82, pag. 139) sagt schon, dass die Bildung der bleibenden Nierenkanälchen bei Teleostiern

sich nicht viel von dem unterscheidet, was bei Amnioten für die Bildung der primitiven und bleibenden Niere beobachtet wurde (Hühnchen und Eidechse). Die Berechtigung der Bezeichnung Urniere dagegen ist keine so sichere. Wir haben Drüsenschläuche vor uns, die nach der Vorniere und vor der Nachniere entstehen, und der Exkretionsabschnitt, der nach der Vorniere und vor der Nachniere entsteht, ist die Urniere. Diese Drüsenschläuche werden aber trotz der beschriebenen mächtigen Entwickelung niemals hohl, sie werden niemals von einem Glomerulus eingestülpt, sie verbinden sich niemals mit dem primären Harnleiter, bleiben also immer gleichsam nutzlose Fremdkörper, die innerhalb der Niere liegen, zwar wachsen, sich teilen, aber niemals der Harnsekretion dienen. Mit keinem der beschriebenen Urnierenkanälchen lassen sie sich vergleichen, am ehesten stimmten sie noch in Lage und Nachbarbeziehung zur Kardinalvene mit den oben erwähnten dorsalen Drüsenschläuchen von Myxine überein.

Die Unmöglichkeit einen Vergleich mit anderen Vertebratenurnieren zu ziehen, darf uns aber nicht stutzig machen. Bei den besonderen Verhältnissen, die für die Salmonidenniere obwalten, müssen wir von Anfang an eine abweichende Entwickelung der Urnierenkanälchen erwarten. Soweit die Entwickelung der Urnierenkanälchen der übrigen Vertebraten bekannt ist, geht dieselbe von der intermediären Zellmasse aus. Dieselbe schnürt sich sowohl vom Ursegment wie von den primären Seitenplatten ab. Das dorsale Blatt derselben oder vielleicht nur ein Teil desselben ballt sich zusammen — ich schildere die spezielle Entwickelung beim Hühnchen — und aus diesem Zellenhaufen entwickelt sich das Urnierenkanälchen. Nun haben wir bei den Salmoniden keine intermediäre Zellmasse, folglich kann die Urnierenentwickelung der Salmoniden nicht in den gleichen Bahnen sich bewegen, wie bei den übrigen Vertebraten. Das Zellenmaterial der intermediären Zellenmasse muss sich bei den Sal-

moniden entweder im Ursegment oder in den primären Seitenplatten vorfinden. Nun sehen wir bei den Salmoniden die Urnierenkanälchen aus der dorsalen Wand des kaudalen Abschnittes des primären Harnleiters hervorgehen, dieser wieder ist ein Teilstück der primären Seitenplatten. Wenn wir also annehmen, das Zellenmaterial der nicht vorhandenen intermediären Zellenmasse ist in den primären Seitenplatten eingeschlossen, so hätten wir bei der Entwickelung der Urnierenkanälchen der Salmoniden einen gar nicht sehr von dem Entwickelungstypus der anderen Vertebraten abweichenden Vorgang. Auch hier wäre dann die abweichende Bildung auf den mechanischen Einfluss der frühzeitigen Lostrennung der primären Seitenplatten vom Ursegment zurückzuführen.

Halte ich an der Bezeichnung „Urnierenkanälchen" fest, so muss ich zugeben, dass die Salmoniden eine ganz rudimentär entwickelte Urniere besitzen.

Verhältnis der Nachniere zur Urniere.

Ist die Nachniere eine neue Bildung, oder lässt sie sich aus einer der vorhandenen Harndrüsen ableiten? Rückert (92, pag. 694) sagt ganz richtig: Wer heute noch daran festhält, dass das gesamte Kanalsystem der Nachniere vom Ureter, also in letzter Linie vom primären Harnleiter aus sich entwickelt, hat keine Veranlassung, irgend welche phylogenetische Verwandtschaft anzunehmen, sondern muss die Niere als eine Neubildung betrachten, die nur in ganz loser, vielleicht zufälliger Beziehung zur Urniere steht, insofern sie deren Ausführungsgang entspricht. Lässt man aber den sekretorischen Abschnitt der Niere nicht aus der Ureterausstülpung entstehen, so liegt die Sache anders. Es wird in diesem Falle sich zunächst wieder darum handeln, woher die selbständige Anlage der Harnkanälchen stammt?

Nach Braun (77) entsteht die Anlage des Metanephrosblastems bei Reptilien aus unregelmässigen kaudal von der Urniere auftretenden Sprossen des Cölomepithels. Das Nierenblastem soll bei Säugern nach Emery (83) mit dem Urnierenblastem zusammenhängen, nach Riede (87) beteiligt sich das Epithel des Ureters an der Herstellung des Blastems, C. K. Hoffmann (89) hat bei Reptilien den Eindruck, als ob es aus ventralen Verlängerungen der Ursegmente angelegt würde, gegen Brauns Cölomepithelsprossen spräche der eine Umstand, dass das Nierenblastem sich kaudalwärts viel weiter erstreckt, als das Cölom reicht. Wiedersheim (90) endlich führt aus, dass das um den Ureter liegende mesodermale Gewebe sich durch intensivere Färbung deutlich von seiner Nachbarschaft abgrenze, die betreffenden Elemente zeigen eine konzentrische Schichtung, unterscheiden sich aber formell keineswegs von den übrigen Zellen des umgebenden Mesoblastes. Dieser wuchernden Zellenmasse begegnet man bekanntlich auch bei den Embryonen anderer Amnioten. Dieselbe hat mit der Entstehung der rein drüsigen Teile des Metanephros nichts zu schaffen und ist offenbar nur dafür bestimmt, die bindegewebige Zwischensubstanz des Organs zu liefern. Jene ganze Zellenmasse stellt einen gleichmässigen in der Richtung gegen die Kloake sich erstreckenden, kompakten Cylinder dar. In kaudaler Richtung verliert sich in der Zellenmasse die konzentrische Schichtung und es treten jetzt unregelmässige Zellennester und Stränge auf, deren Formenelemente sich aber von den umgebenden Zellmassen nicht überall deutlich unterscheiden lassen. Noch weiter kaudalwärts nähern sich die Ureteren allmählich dem primären Harnleiter und dem Urnierenrest immer mehr. Während dieses Lagewechsels stellen sich die in ihrer Umgebung befindlichen Zellen radiär zu ihnen. Jene Zellen nun — und auf diese möchte Wiedersheim auch die oben erwähnten Zellennester und -stränge zurückführen — hängen mit dem Epithelgewebe des hintersten Urnierenabschnittes durch

solide Stränge kontinuierlich zusammen. Eine Grenze zwischen beiden lässt sich nicht ziehen, sie stimmen in formeller und mikrochemischer Beziehung vollständig miteinander überein. Das ganze Bild kann Wiedersheim nicht anders deuten, als im Sinne einer vom hintersten Urnierenende in dorsaler Richtung vor sich gehender Sprossenbildung mit sekundärem Durchbruch in den Ureter.

Die Nachnierenbildung der Salmoniden ist für die Frage nach der Abstammung des Drüsenepithels insofern geeignet, als wir hier wenigstens in der kaudalen Hälfte des Rumpfes das Cölomepithel weit getrennt vom Entstehungsort und kein Urnierengewebe haben. Es lässt sich nach der oben gegebenen genauen Schilderung mit Bestimmtheit aussprechen, dass die Drüsenkanälchen der Nachniere Bildungen sui generis sind. Sie entstehen weder durch Sprossenbildung aus dem Cölomepithel, noch haben sie etwas mit anderen Drüsenkanälchen zu thun. Sie entstehen aus einzelnen Zellenhaufen, die anfangs streng metamer an genau bestimmtem Orte liegen, später ganz unregelmässig. Woher die Zellen kommen, ist mir unbekannt geblieben. Ich habe oben die Möglichkeit offen gelassen, dass sie abgesprengte und gewanderte Cölomepithelien sind, oder von noch nicht differenzierten Mesodermzellen abstammen, welche für die Bildung der Stammvene nicht aufgebraucht wurden.

Die Metanephrosbildung der Salmoniden ist aber im Stande für künftige Untersuchungen einen Fingerzeig zu geben. Wir haben oben festgestellt, dass die Nachniere der Salmoniden in zwei Drüsenpackete zerfällt, in die massige sogenannte Bauchniere und die schlanke Kaudalniere. Beide Abteilungen zeichnen sich durch ihr verschiedenes Verhalten gegenüber dem Ausführungsgang aus. Die Kanälchen der Bauchniere münden in den primären Harnleiter, die der Kaudalniere in den sekundären. Es erinnert das zunächst an die Verhältnisse von Lacerta, wie sie von Hoffmann (89) beschrieben sind. Hier setzt sich die

bleibende Niere nach hinten über das Becken hinaus fort und für diese Partie des Metanephros schickt der primäre Harnleiter einen eigenen Sammelgang (sekundärer Harnleiter) ab. Beide Abschnitte desselben wuchern, der eine kranialwärts, der andere kaudalwärts, in das Nierenblastem vor und verbinden sich mit den dort sich entwickelnden Exkretionskanälchen. Die Kaudalniere der Salmoniden stimmt also im Bau vollständig mit der von Lacerta überein, wir haben bei beiden ein exkretorisches Kanalsystem, das sich aus einem besonderen Nierenblastem entwickelt und einen Ureter, welcher vom primären Harnleiter ausgestülpt in das Nierenblastem einwächst. In der Bauchniere der Salmoniden hätten wir dann ein Zwischenstadium vor uns. Wohl entwickeln sich die exkretorischen Kanälchen in derselben Weise wie die der Kaudalniere, sie sind einander bis in die kleinste Einzelheit vollständig gleich, aber den Kanälchen wächst kein Ureter entgegen, sie senden ihre Produkte in den primären Harnleiter. Wir haben also in der Bauchniere der Salmoniden ein gemischtes Organ vor uns, das Urnieren- und Nachnierenkanälchen nebeneinander enthält, wenn auch nur auf eine kurze Strecke. Es wäre nun denkbar, dass in den Urnieren derjenigen Vertebraten, welche niemals eine Nachniere entwickeln, kein einfaches Organ vorliegt, sondern ein zusammengesetztes, zusammengesetzt aus Urnieren- und Nachnierenkanälchen, wie bei den Salmoniden. Ich denke hier zunächst an die Urniere der Amphibien. Schon Semper (75, pag. 434) vergleicht bei den männlichen Amphibien den vorderen, wenig kompakten Nierenabschnitt (Leydigsche Drüse, Geschlechtsdrüse) mit der Urniere der Amnioten, den hinteren voluminöseren Teil (eigentliche Niere) mit der bleibenden Niere derselben. Gegen eine Homologisierung des hinteren Teiles der Amphibienniere mit der bleibenden Niere der Amnioten spricht nach Semper allerdings das Vorkommen echter Wimpertrichter im ganzen Verlaufe der Amphibienniere (Meyer (75), Spengel (76)), doch führt er eine Beobachtung Meyers (75) an, nach

welcher ein Teil der Wimpertrichter sekundär gebildet ist, wenigstens sind nach diesem Forscher in jüngeren Tieren weniger (10) Trichter vorhanden als in älteren (65). Der genauen Untersuchung Fürbringers (77) entnehme ich betreffs der sekundären und tertiären Urnierenkanälchen, auf deren Entwickelung es hier hauptsächlich ankommt, folgende Thatsachen.

Fürbringer schreibt pag. 83: Bereits bei Embryonen aus dem Anfang September kommt innerhalb des 11. (resp. 10.) und der darauf folgenden Myokommata dorsal und medial von den bereits gebildeten Urnierenanlagen eine successive, nach hinten fortschreitende Zellenbildung zustande, welche zur Entstehung eines mehr oder minder beträchtlichen, indifferenten, embryonalen Gewebes zwischen Aorta und Vena cava inferior einer- und Urnierenkanälchen andererseits führt. Diese embryonale Gewebswucherung drängt die Urnierenkanälchen lateral- und ventralwärts und bildet den Ausgangspunkt für die Differenzierung der dorsalen (sekundären) Urnierenanlagen. Durch die Bildung dieser dorsalen Urnierenanlagen tritt der hintere, im Bereiche des 11. resp. 10. Myokommas beginnende Urnierenabschnitt in Gegensatz zu dem vorderen, innerhalb des 6.—10. (resp. 9.) befindlichen. Der letztere, dessen Ausdehnung zugleich mit der der Genitalien im Ungefähren zusammenfällt, entwickelt keine neuen Nierenkanälchen. Die eben citierte Art der Entstehung der sekundären Urnierenkanälchen ist in vollständiger Übereinstimmung mit der Entwickelung der Nachnierenkanälchen bei den Salmoniden. Es liegt deshalb der Gedanke nahe, die sogenannte Geschlechtsniere der Anuren und Urodelen, die Leydigsche Drüse, als reine Urniere, die eigentliche sekretorische Niere, die Sempersche Drüse als ein Gemisch von Urnieren- und Nachnierenkanälchen, wie bei der Bauchniere der Salmoniden aufzufassen.

Derselbe Vergleich lässt sich auch für Selachier durchführen. Semper (75) und Balfour (75, pag. 27) unterscheiden bei diesen

zwei Abschnitte der bleibenden Niere. Mit Ausnahme von Squatina sind im vordersten Abschnitte nur primäre Urnierenkanälchen anzutreffen, in dem hinteren dagegen primäre und sekundäre. Kaudalwärts spalten sich vom primären Harnleiter ein oder mehrere sekundäre Harnleiter ab, welche die Drüsenkanälchen des hinteren Abschnittes der Urniere aufnehmen. Die Einmündung der sekundären Harnleiter in den primären erfolgt bei einigen Gattungen vor, bei einigen Gattungen nach Vereinigung derselben zu einer Harnblase. Also auch hier im vorderen Abschnitt der bisherigen Urniere ein Exkretionsorgan, das nur aus Urnierenkanälchen besteht, im hinteren Abschnitt ein Exkretionsorgan, das eventuell aus Urnieren- und Nachnierenkanälchen bestehen würde.

Wenn die Nachnierenkanälchen der Salmoniden 1. in der Art der Entwickelung aus einem Nierenblastem, allerdings unbekannter Herkunft, 2. in ihrem Nebeneinandervorkommen mit den Urnierenkanälchen im gleichen Körpersegment und in ihrer Lagebeziehung, medial vom Urnierenkanälchen, 3. in ihrer anfänglich segmentalen Anordnung, 4. in ihrer Einmündung in den primären Harnleiter vollständig mit den sogenannten sekundären Urnierenkanälchen der Amphibienniere übereinstimmen, so stehen einer Homologisierung beider gewichtige Bedenken nicht im Wege.

Ich fasse deshalb die Nachnierenkanälchen als eine dritte unter geänderten mechanischen Bedingungen in anderer Form auftretende Generation von Exkretionskanälchen auf. Ich habe die Urnierenkanälchen als eine zweite vervollkommnete Generation von Exkretionskanälchen hingestellt, so würden Urnierenkanälchen und Nachnierenkanälchen als zweite resp. dritte Generation den primären Exkretionskanälchen folgen. Ich komme damit zum Teil auf die alte Auffassung Sedgwicks (80) zurück.

Dass im Laufe der phylogenetischen Entwickelung die Nachniere sich allmählich verkürzte, d. h. über immer weniger Körpersegmente sich erstreckte, hängt mit dem Bestreben zusammen,

für die einzelnen Organe nebeneinander genügenden Platz zu schaffen, eine Ansicht, die bereits von Field (89) aufgestellt wurde.

Wenn es geänderte mechanische Bedingungen sind, welche die Abänderungen in der Entwickelung der Urnierenkanälchen und Nachnierenkanälchen erzwingen, so haben wir bei der Untersuchung der Urnieren- und Nachnierenentwickelung fortan die bislang ausser acht gelassenen Beziehungen der Entwickelung des einzelnen Organes zur Gesamtentwickelung zu berücksichtigen. In der Anlage der Urniere und Nachniere sind ziemlich bedeutende Differenzen in den einzelnen Vertebratenklassen zu verzeichnen. Diese Differenzen werden sofort verständlich, wenn wir die Zeitunterschiede in Beziehung zu der Entwickelung des Gesamtorganismus in Betracht ziehen. Je früher z. B. das Nachnierenkanälchen auftritt, um so mehr wird es die Form und die Art des Auftretens eines sogenannten sekundären Urnierenkanälchens annehmen, je später es auftritt, um so mehr wird es von Form und Auftreten eines Urnierenkanälchens abweichen.

Ist meine Ansicht über die Rolle, welche die mechanische Beeinflussung bei der Entwickelung des Exkretionssystems spielt, eine richtige, so hätten wir uns einen Mesodermabschnitt vorzustellen, welcher die Aufgabe hat, Harnkanälchen zu bilden. Ob diese Harnkanälchen als Vornieren-, Urnieren- oder Nachnierenkanälchen auftreten, hängt davon ab, wie weit in dem Moment der Anlage die Gesamtentwickelung vorgeschritten ist.

Es wäre z. B. der spezielle Fall denkbar, dass die Entwickelung des Nierensystems im Vergleich zur Gesamtentwickelung des Körpers so verzögert würde, dass — um nur ein Beispiel zu wählen — die mechanischen Bedingungen für die Entwickelung der Urnierenkanälchen abgelaufen wären, ehe dies Exkretionssystem das Urnierenstadium durchläuft. Die Folge davon müsste sein, dass das Urnierenstadium übersprungen würde und an die

Vornierenentwickelung sich direkt die Nachnierenentwickelung anschliessen würde.

Am spätesten entwickelt sich die bleibende Niere der Ganoiden. Bei Amia calva tritt dieselbe in ihren ersten Spuren auf, nachdem der Fisch bereits ausgeschlüpft ist. Leider reicht das mir zur Verfügung stehende Material nicht zu einer vollständig sicheren Antwort aus, doch scheint es mir nach dem heutigen Stand meiner Untersuchungen sehr wahrscheinlich, dass bei Amia calva ein typisches Urnierenstadium überhaupt nicht existiert. Sobald mein Material ausreicht, werde ich ausführlich auf diesen Punkt zurückkommen.

Wenn Vornierenkanälchen und Urnierenkanälchen zur Bildung einer Harndrüse zusammentreten, wenn wir dasselbe nachweisen können für Urnierenkanälchen und Nachnierenkanälchen, so erweisen sich unsere Bezeichnungen Vorniere, Urniere und Nachniere als zu eng gefasste Begriffe. Wir können z. B. bei Crocodilus biporcat. und Chelonia mid. wohl von Vornieren- und Urnierenkanälchen sprechen, mit der Bezeichnung der ganzen Drüse als Vorniere kommen wir nicht aus, ebensowenig mit der Bezeichnung Urniere. Dasselbe ist der Fall bei den Salmoniden und eventuell, wenn meine Auffassung der sekundären und tertiären Urnierenkanälchen sich als richtig bewährt, bei den Amphibien, wir können wohl von Urnierenkanälchen und Nachnierenkanälchen sprechen, aber auch hier führt die Bezeichnung der ganzen Drüse, mögen wir sie nun Urniere oder Nachniere nennen, zu schweren Missverständnissen.

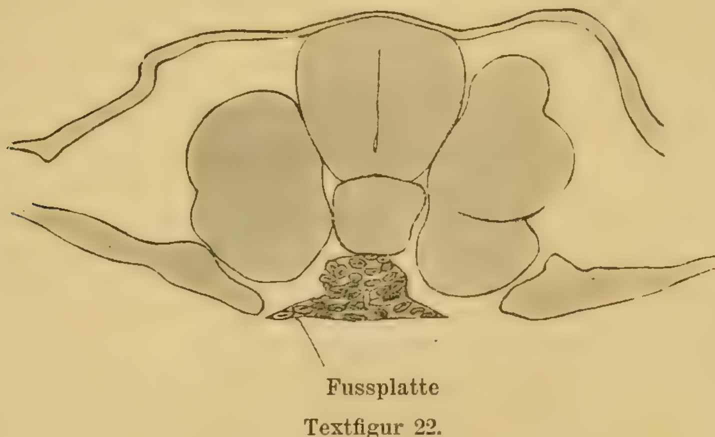
Fassen wir Vornieren-, Urnieren- und Nachnierenkanälchen als verschiedene Generationen von Exkretionskanälchen auf, die nur unter anderen mechanischen Bedingungen sich in anderer Form anlegen, so brauchen wir schliesslich gar nicht mehr die Ausdrücke „Vorniere“, „Urniere“ und „Nachniere“ und können uns behelfen mit den Ausdrücken „Vornierenkanälchen“, „Urnierenkanälchen“ und „Nachnierenkanälchen“, denn sie sind

alle Kanäle ein und desselben Harnorganes, nur zu verschiedenen Zeiten der Gesamtentwickelung angelegt.

Am besten wäre es freilich, wir liessen auch die Bezeichnung „Vornierenkanälchen“, „Urnierenkanälchen“ und „Nachnierenkanälchen“ fallen und begnügten uns mit den Ausdrücken primäre Harnkanälchen = Vornierenkanälchen, sekundäre = Urnierenkanälchen und tertiäre = Nachnierenkanälchen. Wo noch Unterabteilungen notwendig würden, wie bei den Nachnierenkanälchen, könnte man von tertiären Kanälchen erster Ordnung u. s. w. sprechen.

Enddarm, Schwanzdarm und Harnblase.

Die Verhältnisse der Harnblase sind nur zu verstehen, wenn man die Entwickelung des hinteren Darmabschnittes kennt. Wir



Fussplatte

Textfigur 22.

Figurenerklärung: Textfiguren 22—25 entstammen derselben Lachserie (24 Tage nach der Befruchtung).

müssen uns also zunächst mit dieser beschäftigen. Ich gehe dabei — da uns die erste Entwickelung des Darmes hier nicht interessiert — von einem Stadium aus, in welchem der Darm in seiner ganzen Länge angelegt ist.

In Textfigur 22 hat sich das Entoderm, um sich zum Darm schliessen zu können, zusammengezogen. Wir können auf dem Querschnitt zwei Teile, eine Fussplatte und auf dieser eine warzen-

förmige Erhebung unterscheiden. Auf der Grenze zwischen warzenförmiger Erhebung und Fussplatte liegt die Lichtung des Darmes.



Textfigur 23.

Figurenerklärung: Der Schnitt liegt 15 Schnitte (Schnittdicke = 10 μ) hinter dem der Textfigur 22.

Weiter kaudalwärts, 150 μ hinter dem Querschnitt der Textfigur 22 (Textfigur 23), ist die charakteristische Zweiteilung verschwunden, das Entoderm hat an Masse abgenommen und liegt wie ein flacher Wulst auf den vorgeschobenen Spitzen der Seitenplatten. Das Vorwachsen der Seitenplatten unter das Entoderm ist bezeichnend dafür, dass wir uns in der Serie dem Schwanze, der bereits frei ist, nähern. Vom Schnitt der Textfigur 23 bis zum Schnitt der Textfigur 24 (beide Schnitte liegen in der Serie, neun Schnitte [Schnittdicke = 10 μ] auseinander) beginnt eine gleichmässige aber rapide Massenzunahme des Entoderms, die gleichzeitig mit einer Abrundung des Querschnittes verbunden ist. Textfigur 24 zeigt das Entoderm als eine gewaltige runde Masse, die Kerne



Textfigur 24.

Figurenerklärung: Der Schnitt liegt 24 Schnitte hinter dem der Textfigur 22, neun hinter dem der Textfigur 23. (Schnittdicke = 10 μ).

sind sämtlich gegen die Mitte zu centriert, in welcher ein Lumen nur undeutlich zu sehen ist. Unter dem Entoderm sind die beiden Seitenplatten, die in Textfigur 23 sich eben mit ihren Spitzen unter dasselbe schoben, einander entgegengewachsen und miteinander verschmolzen, so dass die Entodermmasse wie in einer Halbrinne des Mesoderms zu liegen kommt; Entoderm und Mesoderm sind scharf von einander zu trennen. Zwischen dem Schnitt der Textfigur 24 und dem der Textfigur 25 bildet sich in der Serie allmählich eine deutliche Lichtung aus, die langsam weiter werdend ohne Grenze in den Hohlraum der Kupfferschen Blase übergeht. Die Lichtung der Kupfferschen Blase, die in Textfigur 25 dargestellt ist, war auf vier Schnitten dieser Serie sichtbar und verschwand dann. In der Höhe des Schnittes der Fig. 25 beginnt sich der Schwanz frei abzuheben.



Textfigur 25.

Figurenerklärung: Der Schnitt liegt 31 Schnitte hinter dem der Textfigur 22, 16 hinter dem der Textfigur 23 und sieben hinter dem der Textfigur 24 (Schnittdicke = 10 μ).

Wir haben also in diesem Embryo zunächst einen geschlossenen Darm, der sich dann kaudalwärts öffnet und flach ausbreitet, noch weiter kaudalwärts wieder schliesst und ohne Grenze in die Wand der Kupfferschen Blase übergeht, wobei eine mächtige Massenzunahme zu konstatieren ist. Ein After existiert noch nicht. Die Kupffersche Blase stellt also den erweiterten Abschnitt des hinteren Darmendes dar (von Schwanzdarm kann man noch nicht gut sprechen, weil der After noch nicht gebildet ist). Da die Wand der Kupfferschen Blase nach hinten mit Chorda und Medullarrohr zusammenhängt, ist sie wohl als Homologon eines Canalis neurentericus anzusprechen. Diese Be-

hauptung ist nicht neu. Oellacher (73) schreibt pag. 97: Wenn also Kupffers so früh auftretende Blase überhaupt noch im Leibe des Embryo liegt, so kann sie einzig und allein dem Enddarm entsprechen. Balfour (81, pag. 219) setzt seine terminal vesicle des Canalis neurentericus der Selachier der Kupfferschen Blase homolog. Henneguy (88, pag. 563) schreibt: La vésicule de Kupffer n'est donc que la première apparition de la cavité du tube digestif, avec laquelle elle se confond plus tard; mais cette portion du tube digestif est très importante à cause des rapports qu'elle affecte avec le système nerveux et la corde dorsale, rapports que j'ai déjà indiqués et qui montrent que cette région correspond à la région du canal neurentérique des autres Vertébrés. Schwarz (89) schliesst sich der Auffassung Balfours an. Wilson (91) giebt kurz an, dass die Kupffersche Blase ein Teil des Darmkanales ist und am kaudalen Ende des Schwanzdarmes liegt. H. Virchow (95) fügt den Ausführungen Balfours und Henneguys nichts Neues hinzu.

Einen Tag später zeigt der Darm schon auffallende Veränderungen. In Textfigur 26 haben wir im Querschnitt des Entoderms noch die Fussplatte, statt der warzenförmigen Erhebung aber einen fast senkrecht ansteigenden Grat, der sich bis zur Hypochorda erstreckt. Eine Lichtung war nicht deutlich wahrnehmbar. Der Grat lässt sich kranialwärts noch weiter verfolgen, nimmt aber allmählich ab und geht in die gewöhnliche warzenförmige Erhebung über. Ich unterlasse absichtlich eine genauere Schilderung des Grates, weil dieselbe in der Arbeit von Franz (wahrscheinlich Morpholog. Jahrb. 1897) gegeben wird. Verfolgen wir den Grat kaudalwärts, so sehen wir, dass auf Textfigur 27 eine Teilung desselben eingeleitet wird. Ein dorsaler, bereits kolbenförmiger Teil beginnt sich abzuschnüren und nur die Basis desselben bleibt mit der Fussplatte in Verbindung. Auf dem Querschnitt der Textfigur 28 ist die Teilung

der Entodermmasse vollendet. Wir haben direkt unter der Chorda einen rundlichen Zellenhaufen (dorsales Entoderm), in welchen sich an der lückenlosen Serie der obere kolbenförmig ange-



Textfigur 26.

Figurenerklärung: Die Schnitte der Textfiguren 26—29 entstammen einem Lachsembryo vom 26. Tage.



Textfigur 27.

Figurenerklärung: Der Schnitt der Textfigur 27 liegt fünf Schnitte hinter dem der Textfigur 26. (Schnittdicke = 10 μ).

schwollene Teil des Grates der Textfigur 27 ohne Absatz allmählich übergeht. Das dorsale Entoderm beginnt bereits seine

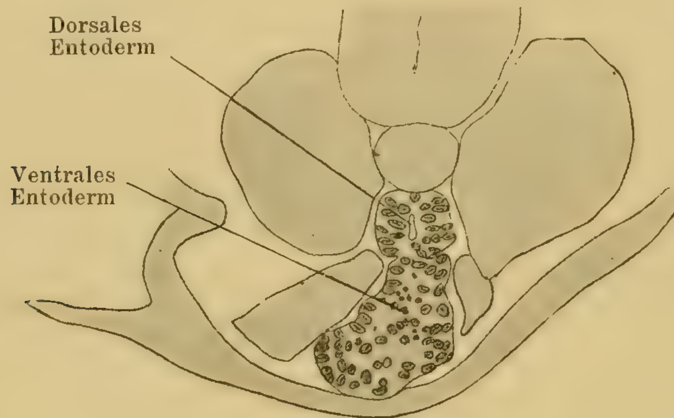


Textfigur 28.

Figurenerklärung: Der Schnitt der Textfigur 28 liegt 20 Schnitte hinter dem der Textfigur 26, und 15 hinter dem der Textfigur 28 (Schnittdicke = 10 μ).

Kerne radiär gegen das Centrum zu ordnen. Unter dem dorsalen Entoderm treffen wir abermals auf Entoderm (ventrales Entoderm). Dasselbe erscheint auf dem Querschnitt umgekehrt

herzförmig und enthält ab und zu eine Lichtung, deren Begrenzung parallel der äusseren Kontur verläuft. In dieser Entodermmasse treten bereits stark färbbare runde und oblonge Dotterkörner in Kern und Protoplasma auf. Das ventrale Entoderm lässt sich kranialwärts ohne Grenze in die Fussplatte der Textfiguren 27 und 26 verfolgen. Noch weiter kaudalwärts treffen wir die Verhältnisse der Textfigur 29. Die beiden Entodermabteilungen, dorsale und ventrale, liegen dicht aneinander; ob sie getrennt sind, ist mit Bestimmtheit nicht zu entscheiden, doch sprechen die Anordnung der Kerne im dorsalen Entoderm



Textfigur 29.

Figurenerklärung: Der Schnitt der Textfigur 29 liegt 26 Schnitte hinter dem der Textfigur 26, 21 hinter dem der Textfigur 26, und 6 hinter dem der Textfigur 28. (Schnittdicke = 10 μ).

und die beiden seitlichen Einkerbungen für eine vorhandene Trennung. In der dorsalen Masse ist eine Lichtung vorhanden, um diese grosse helle Epithelkerne radienförmig angeordnet. Die ventrale Masse ist nicht mehr scharf umgrenzt, wenn auch noch immer vom Mesoderm zu trennen, gelappt; die Kerne sind verschieden gross, in ihrem Verhalten gegen Farbstoff verschieden und ganz unregelmässig gelagert; die ganze Masse enthält zahlreiche Dotterpartikelchen, welche ihr ein ganz charakteristisches Aussehen verleihen. Auf Textfigur 28 war das Mesoderm der Seitenplatten um das Entoderm herumgewuchert

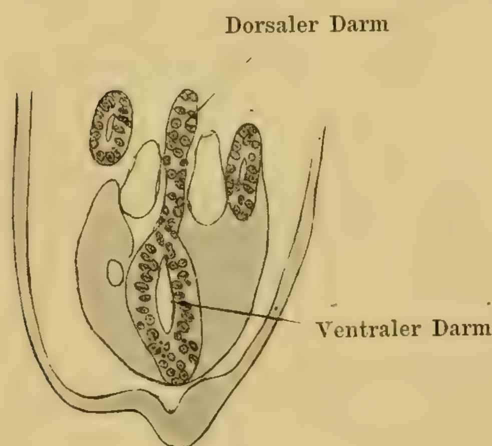
und bildete eine starke Unterlage für dasselbe. Auf Textfigur 29 ist das Mesoderm ventral vom Entoderm geschwunden, die ventrale Entodermmasse stösst unmittelbar an das Ektoderm, dasselbe ist als solider Zapfen beiderseits unter dem Embryo vorgewuchert, beide Zapfen sind bereits zu einem Halbring zusammengeflossen. Tritt dann später die Spaltung dieses Ringes ein, so wird der Schwanz des Embryo frei. An der Stelle, wo das ventrale Entoderm das Ektoderm erreicht, bricht später der After durch. Noch weiter kaudalwärts treffen wir nur noch die dorsale Entodermmasse an, die ventrale verschwindet schon nach drei Schnitten. Die dorsale Masse geht wieder ohne Grenze in die Wand der Kupfferschen Blase über. Man kann an dieser Serie eigentlich nicht mehr von einer Kupfferschen Blase sprechen, weil dieselbe bereits zusammengefallen ist, man kann nur durch Vergleich mit der Serie durch den Lachs vom vorhergehenden Tag den Ort derselben feststellen.

Wir konstatieren also in dieser Serie eine Zweiteilung des Entoderms, des Darmes kann man noch nicht sagen, da das ventrale Entoderm entweder noch nicht zum Rohre geschlossen ist, oder, wo es geschlossen ist, noch keine Lichtung besitzt. Diese Zweiteilung schreitet in kaudokranialer Richtung vorwärts, auf Textfigur 28 ist sie vollzogen, auf Textfigur 27 eingeleitet.

Mit dieser eben beschriebenen Zweiteilung sind die wichtigsten Veränderungen des Entoderms abgelaufen. Neu hinzukommt nur eine allmählich auftretende Lichtung, die kaudalwärts an Weite zunimmt und die in der verdickten Masse des ventralen Entoderms der Textfigur 29 einen weiten Raum bildet (siehe Textfigur 32 B,c). An dieser Stelle bricht der Darm durch, damit ist der After gebildet.

Mit dem Auftreten des Afters ist die Orientierung gewonnen. Wir haben also bei einem Lachsembryo vom 25. Tag folgende Verhältnisse. Der kranial einfache Darm beginnt vier Segmente vor dem After sich zu teilen in einen dorsalen und ventralen

Abschnitt. Die Zweiteilung ist eine ziemliche Strecke vorher markiert, indem an der Entodermmasse sich ein verdickter oberer Teil des Grates gegen den unteren Teil desselben und die sogenannte Fussplatte absetzt. Dorsaler und ventraler Darmabschnitt besitzen eine Lichtung, beide Lichtungen fliessen kranialwärts in eine zusammen. Der dorsale Darm nimmt kaudalwärts allmählich an Masse zu und lässt sich bis in den Endwulst hinein verfolgen, der ventrale Darm ist bedeutend kürzer, er bildet den Anus. Wir hätten also in dem definitiven Enddarm (ventraler Darm) der Salmoniden (für die Forelle gilt dasselbe wie für den Lachs) einen Darmabschnitt vor uns, der nur einen Teil der ursprünglichen Entodermmasse enthält. Der Schwanzdarm — als solcher ist das Darmstück hinter dem After zu bezeichnen — setzt sich kranialwärts nur in den dorsalen Darm fort. Indem die Zweiteilung des Darmes allmählich in kaudo-kranialer Richtung vorrückt, würde schliesslich der Schwanzdarm weit vor dem After in den bleibenden Darm einmünden. Ich sage ausdrücklich „würde schliesslich einmünden", denn bevor die Abschnürung des dorsalen Darmes in kaudokranialer Richtung vorrückt, beginnt eine Rückbildung des Schwanzdarmes.



Textfigur 30.

Figurenerklärung: Lachsembryo vom 27. Tage. Querschnitt des Darmes unmittelbar cranial vor dem After.

In Textfigur 30 ist ein Schnitt unmittelbar vor dem Anus durch einen Lachsembryo von 27 Tagen gezeichnet. Der Schnitt liegt zwei Schnitte vor dem Anus. Der ventrale oder bleibende Darm hat sich erweitert. Die Zellen sind alle radiär geordnet und nur die des ventralen Abschnittes enthalten noch Dotter-

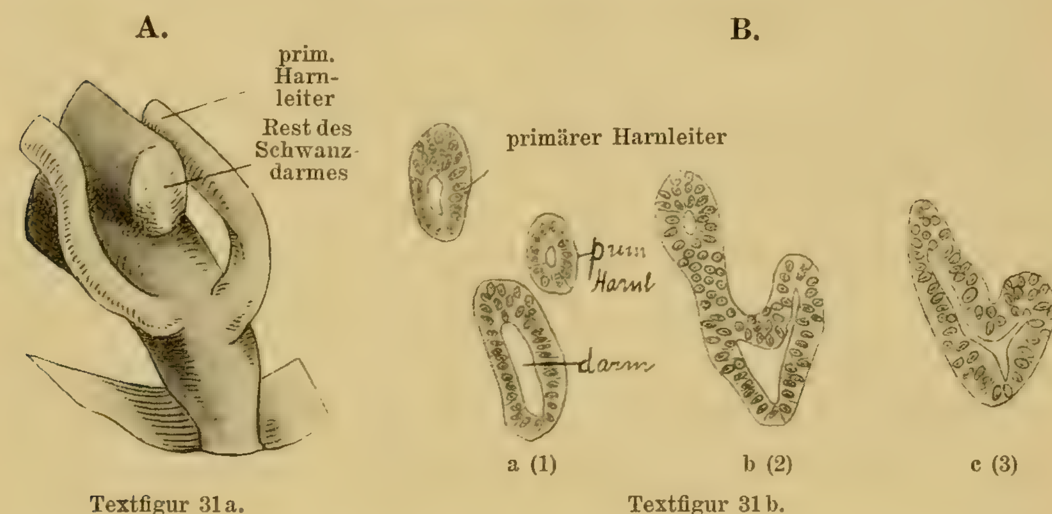
körner. Dorsal vom ventralen Darm treffen wir zwischen den beiden Venae cardinales gelegen den dorsalen Darm. Er ist solid geworden, hat sich gegenüber seinem Verhalten in jüngeren Serien bedeutend verschmälert. An dieser Stelle verschwindet der dorsale Darm zuerst. Wir bekommen nur zwei Stücke von ihm erhalten, das vorderste, die Einmündung in den ungeteilten Darm und das hinterste, am Endwulst des Schwanzes ansitzend (Textfigur 33, Reste des Schwanzdarmes). Der vorderste Rest des Schwanzdarmes sitzt dann wie eine dorsale Verdickung dem bleibenden Darme auf (Textfigur 31 A). Dieser vorderste Rest des Schwanzdarmes lässt sich bis zum 40. Tage der Entwickelung verfolgen, er rückt — entsprechend seiner fortschreitenden Abschnürung in kaudokranialer Richtung immer etwas weiter nach vorn, findet sich schliesslich 18—20 Schnitte vor dem After und der Einmündung der primären Harnleiter und stellt eine Verdickung der dorsalen Darmwand dar, die sich immer deutlich von ihrer Umgebung abhebt. Nach dem 40. Tag verschwindet dieselbe. Das kaudale Stück des dorsalen Darmes verliert sich gleichfalls im Laufe der Entwickelung vollständig.

Eine ähnliche Verschiebung des Schwanzdarmes finden wir bei Amphibien. Goette (75, Tafel XXI, Fig. 377) bildet gleichfalls die Einmündung des Schwanzdarmes vor dem After und der primären Harnleiter ab. Man vergleiche auch Stöhr (95, Tafel VIII u. IX, Fig. 2—5).

Soweit sich die Seitenplatten dem Darm entlang kaudalwärts erstrecken, soweit geht die Anlage des primären Harnleiters. Wir haben also von Anfang an dicht neben dem zukünftigen After (Textfigur 29) das Zellenmaterial des primären Harnleiters liegen. Beide primäre Harnleiter verbinden sich gewöhnlich mit dem Darm (ich meine jetzt immer den ventralen Darm), erst nachdem in demselben eine Lichtung erscheint. Die Verbindung erfolgt bei dem Lachs um den 26. Tag der

Entwickelung, bei der Forelle um den 40. Tag. Jeder primäre Harnleiter verbindet sich für sich, unabhängig von dem anderen mit dem Darm.

Ich gebe in der Textfigur 31 A das Modell und in 31 B die Querschnitte durch die entscheidende Stelle wieder. Wir sehen von hinten und links auf den ventralen Darm, dem noch das kraniale Ende des dorsalen Darmes (als „Rest des Schwanzdarmes“ bezeichnet) aufsitzt. Die beiden Harnleiter müssen im Bogen um die V. cardinales herumlaufen und münden



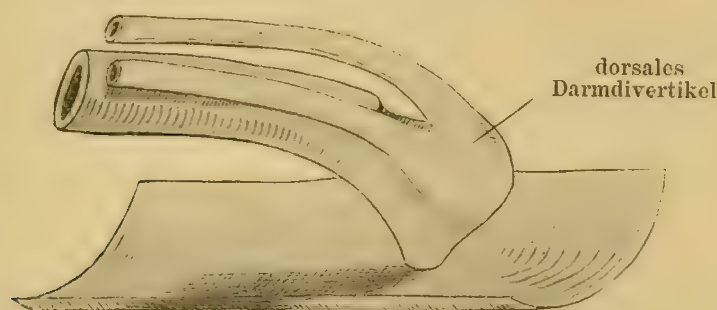
Textfigur 31 a. Textfigur 31 b.

Figurenerklärung: **A** Modell des Enddarmes mit den einmündenden primären Harnleitern (Lachsembryo vom 31. Tag).
B Querschnitte durch die Einmündungsstellen der Harnleitern. Die Schnitte folgen sich in der Serie unmittelbar. Forellenembryo vom 43. Tag.

dicht nebeneinander im dorsalen Umfang des Enddarmes ein. Damit ist das distal gelegene Stück zur Kloake geworden. Die Querschnitte (Textfigur 31 B) sind von einer Forelle genommen, weil bei derselben die Harnleiter nicht so geschweift verlaufen, sondern direkt abwärts steigen, so dass die Querschnitte der Forelle instruktiver sind. Alle drei Querschnitte folgen in der Serie unmittelbar aufeinander, a zeigt die noch unvereinten primären Harnleiter, b und c die Einmündung beider dicht nebeneinander in den Darm.

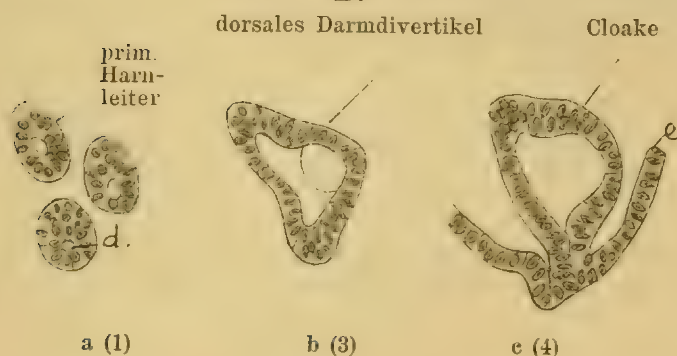
In der nächsten Zeit tritt insofern eine wichtige Veränderung ein, als der Abschnitt des Darmes, in welchen die Harnleiter einmünden, sich allmählich von dem übrigen Darm abzuschnüren beginnt. Textfigur 32 B b zeigt die erste Andeutung davon. Gleichzeitig buckelt sich der ganze Darmabschnitt, welcher die primären Harnleiter aufnimmt, etwas dorsal aus, so dass auf

A.



Textfigur 32 A.

B.



Textfigur 32 B.

Figurenerklärung: A Modell des Enddarmes und der Kloake eines Lachsembryos vom 35. Tag.

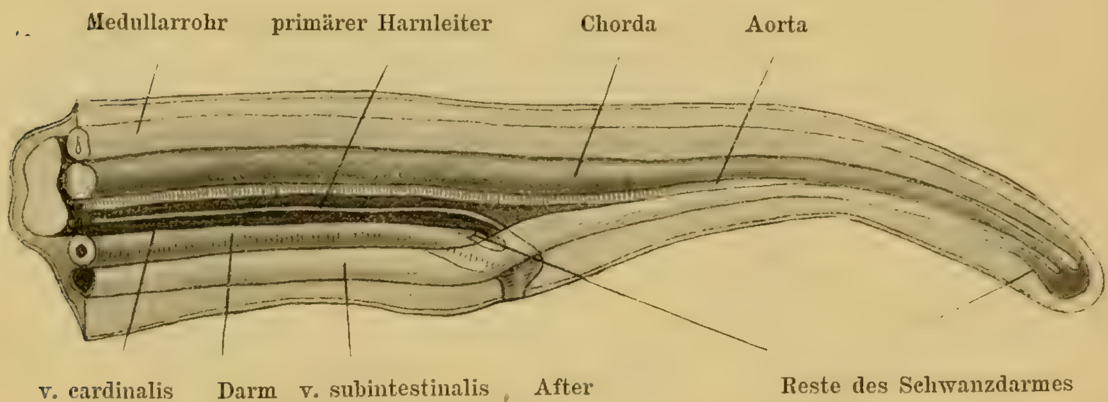
B Querschnitte des Enddarmes und der Kloake eines Forellenembryo 45. Tag. Schnitt b ist der zweite, Schnitt c der dritte Schnitt, hinterer Schnitt a.

dem Modell die beiden Harnleiter in ein dorsales Divertikel des Darmes einzumünden scheinen (Textfigur 32 A). Dieses dorsale Divertikel des Darmes ist die erste Andeutung der sich entwickelnden Harnblase.

Der besseren Orientierung halber gebe ich in Textfigur 33 ein Übersichtsbild der hinteren Körperhälfte eines Lachsembryos.

Man sieht das Medullarrohr und die Chorda fast bis zu der Spitze des Schwanzes verlaufen und dort in den sogenannten Endwulst zusammenfliessen, unterhalb der Chorda tritt noch ein dritter Strang in den Endwulst ein, der kranialwärts ohne bestimmbare Grenze aufhört, das ist der letzte Rest des kaudalen Abschnittes des dorsalen (Schwanz) Darmes.

Der Rest des kranialen Abschnittes des dorsalen Darmes findet sich als kleiner Zapfen unmittelbar vor der Einmündung der beiden Harnleiter in die Kloake. Unterhalb der Chorda haben wir die Aorta und die Kardinalvene, die kaudalwärts



Textfigur 33.

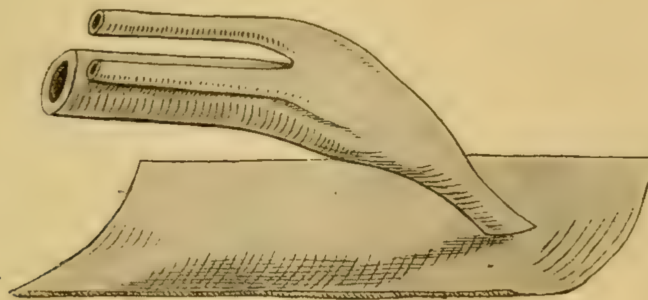
Figurenerklärung: Lachs vom 36. Tag. Das Modell der Textfigur 32 A in einen möglichst dicken Längsschnitt eines gleichalterigen Embryos eingezeichnet.

gleichfalls ohne bestimmte Grenze verschwinden, unterhalb des Darmes die V. subintestinalis, welche an der linken Seite der Kloake vorbeizieht und sich in die Schwanzvene fortsetzt. Man muss sich also den Darm durch die Vene durchschimmernd denken.

Die auf Textfigur 32 A als dorsales Darmdivertikel angelegte Harnblase beginnt sich jetzt abzuschnüren. Es entsteht eine Zweiteilung der Kloake, in einen dorsalen Abschnitt, die Harnblase und einen ventralen Abschnitt, das Rektum. Die Zweiteilung erfolgt durch von rechts und links vorwachsende Falten,

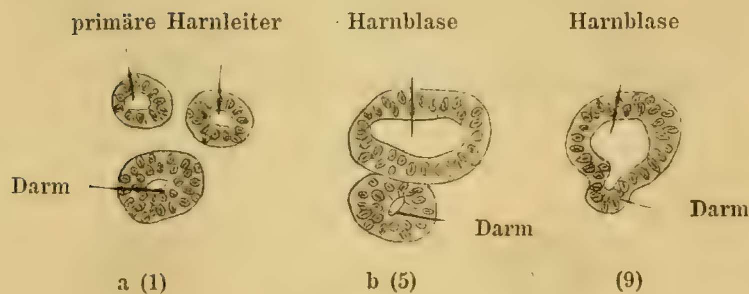
die in der Mitte der Lichtung zusammentreffen und miteinander verschmelzen. Die beiden Teilstücke der Kloake sind von Anfang an ungleich, die Harnblase ist stets grösser als das Rektum (Textfigur 34 Bb). Die Ungleichheit nimmt, je mehr wir uns dem ungeteilten Stücke nähern, zu, so dass man auf Querschnitten mehr den Eindruck erhält, als ob der Darm sich von der Kloake

A.



Textfigur 34 A.

B.



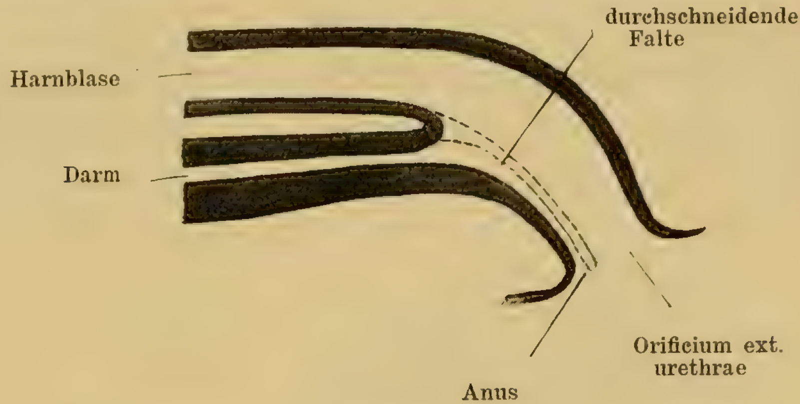
Textfigur 34 B.

Figurenerklärung: A Modell der Harnblasenanlage einer Forelle vom 49. Tag. B Die zugehörigen Querschnitte, Schnitt b ist der fünfte, Schnitt c der neunte, hinterer Schnitt a.

rinnenförmig abschnüre (Textfigur 34 Bc). Die Richtung, welche die Abschnürungsstelle in kranio-kaudaler Linie einhält, ist auf Textfigur 34 A durch die Schattierung angegeben.

Mit dem zunehmenden Alter geht die Teilung der Kloake immer weiter bis zur Aussenöffnung und führt schliesslich zu einer vollständigen Trennung von Harnblase und Rektum, es würde also in diesem Falle die Kloakenöffnung in Ostium urethrae

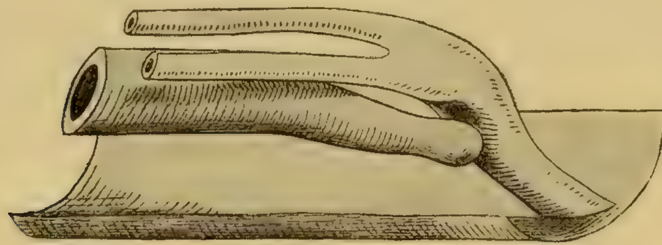
und Anus gespalten. Dieses Verhalten wird am besten durch eine Skizze erläutert.



Textfigur 35.

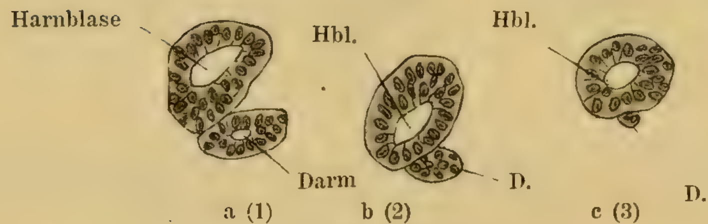
Figurenerklärung: Schema der Trennung der Kloake in Harnblase und Rectum.

A.



Textfigur 36 A.

B.



Textfigur 36 B.

Figurenerklärung: A. Modell der Harnblase und des Rectums eines Follenembryo von 51 Tagen. Das Rectum hat sich vollständig von der Kloake abgeschnürt, der distale Abschnitt der Kloake wird zum distalen Teil der Harnblase und zur Harnröhre.

B. Die zum Modell gehörigen Querschnitte. Alle drei Schnitte liegen in der Serie unmittelbar hintereinander.

Dieses Verhalten ist auffallenderweise das seltenere, das häufigere ist durch das Modell der Textfigur 36 A und die Querschnitte der Textfigur 36 B gegeben. Betrachten wie zuerst die

Querschnitte, sie stellen einander unmittelbar folgende Schnitte eines Forellenembryos von 51 Tagen dar. Auf Querschnitt a Textfigur 36 B ist bereits ein deutliches Grössenmissverhältnis zwischen Harnblase (Hbl.) und Darm (D), auf dem Querschnitt b ist dieses Missverhältnis noch sinnenfälliger. Der Querschnitt des Darmes erscheint wie ein kleines Knötchen am Harnblasenquerschnitt, die Lichtung des Darmes ist eben noch angedeutet, auf dem Querschnitt c endlich besteht der ganze Darmquerschnitt nur noch aus zwei Zellen. Es geht aus diesen Querschnitten hervor, dass die Teilung der Kloake in Harnblase und Rektum nur in den proximalen Abschnitten stattfindet. Je weiter distalwärts sie fortschreitet, um so mehr nähert sich die Teilungsstelle dem ventralen Rand und schliesslich wird das Rektum blind abgeschnürt, der distale Teil der Kloake wird nur zur Harnblase resp. Harnröhre. Wir bekommen also auf dem Modell (Textfigur 36 A) folgende Verhältnisse, die beiden primären Harnleiter vereinigen sich zur Harnblase, dieselbe geht im vorwärts konkaven Bogen zum Ektoderm und mündet in der ehemaligen Kloakenöffnung aus. Der Darm, unterhalb den primären Harnleitern gelegen, verjüngt sich allmählich und endet blind, das blinde Ende liegt gerade im Bogen der Harnblase, nicht in der Mittellinie, sondern nach links abgewichen.



Textfigur 37.

Figurenerklärung: Querschnitt der sich erweiternden Harnblase. (140 Tage nach der Befruchtung).

Später bricht das Rektum dicht vor dem Orificium externum urethrae aufs neue durch, der bleibende After der Salmoniden wäre also in diesem Falle eine sekundäre Bildung.

Wir haben also in der Harnblase und der Harn-

röhre zu dieser Zeit der Entwickelung rein entodermale Gebilde vor uns.

Die späteren Schicksale der Harnblase sind mit wenigen Worten geschildert. Die Harnblase erweitert sich ziemlich stark; die Erweiterung erfolgt aber nicht gleichmässig, nur die ventral von der Einmündung der Harnleiter gelegenen Abschnitte werden ausgedehnt. Man sieht deshalb am dorsalen Umfang der Harnblase noch cylindrische Epithelzellen, während sie sonst überall kubisch geworden sind. Gleichzeitig mit der Erweiterung tritt eine Ausstülpung der vorderen Wand kranialwärts ein, so dass wir schliesslich die primären Harnleiter von oben her einmündend bekommen (Textfigur 21). Von der Erweiterung der Harnblase ist einzig und allein der Abschnitt unmittelbar über dem Orificium externum urethrae ausgeschlossen, der stets eng bleibt und der als Harnröhre bezeichnet werden kann (Textfigur 21). Damit hat die Harnblase noch nicht ihre definitive Form erhalten. Sie wächst noch stark nach vorn und dadurch wird der Teil der primären Harnleiter, der aus der Nierenmasse kommend senkrecht nach abwärts steigt (Textfigur 21), nach vorn ausgezogen. Wir sehen nach vollendetem Längenwachstum die primären Harnleiter die Niere senkrecht verlassen, dann nach vorn umbiegen, eine ziemliche Strecke kranialwärts verlaufen und in die Harnblase münden. Dieser kranialwärts gerichtete Teil des Harnleiters verwächst gewöhnlich mit dem des anderen Harnleiters, so dass wir dorsal der ersten gleichsam eine zweite Harnblase erhalten, die am kranialen Ende mit der ersten zusammenhängt. Es kommt vor, dass in diese zweite Harnblase Nachnierenkanälchen direkt münden. Diese sekundäre Vereinigung der Harnleiter ist bereits von C. K. Hoffmann (86 pag. 628), richtig gesehen und gezeichnet worden.

Durch die entodermale Entstehung der Harnblase nähern sich die Salmoniden scheinbar den Verhältnissen bei Amnioten. Ich schreibe „scheinbar", weil sie mit den Amnioten nur die

Entstehung aus Entoderm gemeinsam haben, die Harnblase der Amnioten entsteht aus einer ventralen Ausstülpung des Darmes, die der Salmoniden aus einer dorsalen Ausstülpung resp. aus der ganzen Kloake. Auch mit den Amphibien besteht keine Übereinstimmung, da deren Harnblase wie die der Amnioten aus einer ventralen Ausstülpung des Darmes sich anlegt.

Das pseudolymphoide Gewebe der Niere.

Das ganze Exkretionssystem der Salmoniden liegt in einem eigentümlichen Gewebe eingebettet, das in der Litteratur als lymphoides Gewebe bezeichnet wird. Ich habe bereits oben bei Besprechung der Textfigur 18 erwähnt, dass die ganze Niere samt dem lymphoiden Gewebe von einer Kapsel eingeschlossen wird, durch welche erstere allseits scharf umgrenzt wird. Von dem Raum, welchen die Kapsel umschliesst, wird nur der allergeringste Teil von dem eigentlichen Drüsengewebe eingenommen, der Löwenanteil fällt auf die Kardinalvene mit ihren Adnexen und das sogenannte lymphoide Gewebe.

Ich beabsichtige nicht eine erschöpfende Beschreibung der Entwickelung und der späteren Umgestaltung dieses lymphoiden Gewebes zu geben, sondern nur einzelne Befunde, die mir von allgemeinerem Interesse zu sein scheinen, hervorzuheben.

Da möchte ich zunächst betonen, dass der Name „lymphoides Gewebe" ein vollkommen unpassender Name ist. Wir gebrauchen den Terminus „lymphoides Gewebe" gleichbedeutend mit adenoidem Gewebe und verstehen darunter ein Gewebe, das sich aus zwei Bestandteilen zusammensetzt, aus einem Reticulum von feinen Fäden (ich gehe auf den Streit, ob diese Fäden Ausläufer sternförmig verästelter Zellen oder Bindegewebsfasern mit

angelagerten Zellen sind, an dieser Stelle nicht ein), in dessen Maschen kleine Rundzellen mit rundem Kern und wenig Protoplasma eingelagert sind. In dem sogenannten lymphoiden Gewebe der Salmonidenniere fehlt zunächst das Reticulum. Weder auf feinen Schnitten noch auf ausgepinselten Präparaten war eine Spur eines solchen Netzwerkes zu sehen. Ich hatte anfangs ziemliche Schwierigkeit mit der Ernährung meiner ausgeschlüpften Lachse und, bis ich die beste Art und Weise des Fütterns gefunden hatte, haben die jungen Fische 1 Monat hungern müssen. Es zeigte sich bei der Untersuchung der Tiere, dass das sogenannte lymphoide Gewebe fast vollständig geschwunden war, trotzdem war auch hier von einem Reticulum nichts zu sehen. Zweitens sind die Zellen des „lymphoiden Gewebes" absolut nicht gleichwertig den Zellen des adenoiden Gewebes. Ich werde weiter unten den Beweis dafür beibringen. Wir haben also nicht das geringste Recht, von einem „lymphoiden Gewebe" zu sprechen. Ich glaube, dass unter dem Begriff des lymphoiden Gewebes viele heterogene Dinge als einander gleichwertig eingereiht werden. Der Name ist aber bereits derartig eingebürgert, dass ich einen neuen Namen nicht wählen mag, ich werde deshalb fortan von einem pseudolymphoiden Gewebe sprechen.

Die Entwickelung des pseudolymphoiden Gewebes ist eine ungemein einfache. Ich habe auf pag. 382 die Entwickelung der seitlichen Plexus durch Ausstülpung der Wand der Vena cardinalis besprochen. Wie auf den Seiten, so entwickelt sich ein gleicher Plexus an der dorsalen Seite zwischen Aorta und Vene (Fig. 25, 26, 27). Auch dieser gestaltet sich durch Ausfaltung und Einfaltung zu einem ziemlich komplizierten Gebilde.

Wir bekommen damit auf Querschnitten die Vena cardinalis post. ringsherum von Venen umgeben. Die einzelnen Venen liegen einander und der Vena cardinalis dicht an, so dass zu dieser Zeit der Entwickelung die Wände sämtlicher Venen

aus einem Endothelrohr mit spärlich angelagerten Zellen bestehen. Nur da, wo mehrere Venen zusammenstossen, bleibt ein grösserer Raum übrig, der dann von den angelagerten Zellen dicht ausgefüllt wird. Die angelagerten Zellen haben allerdings in ihrem histologischen Verhalten etwas, was ihre Deutung als lymphoide Zellen erklärt. Sie sind mittelgross, haben wenig Protoplasma um einen rundlichen Kern, der sich im Gegensatz zu den Epithelzellen der Nierenkanälchen dunkel färbt und ein ziemlich homogenes Aussehen besitzt. Geht man dem Ursprung dieser angelagerten Zellen nach, so stammen sie sämtlich von der Wand der Vena cardinalis ab. Nicht alle peripheren Zellen des unpaaren Venenstranges werden zur Bildung der Wand der Kardinalvene aufgebraucht, es bleibt von Anfang an ein Rest von Zellen übrig. Diese Zellen stellen in letzter Linie noch undifferenzierte Mesodermzellen dar. Sie wuchern bald lebhaft, so dass sie allmählich die Wand der Vena cardinalis mit einem dichten Belage umgeben; stülpt sich dann die Vena cardinalis dorsal und lateral aus, so kommen die Zellen zwischen die einzelnen Venenwandungen zu liegen und bilden dort die bereits erwähnten (Fig. 22) Strebepfeiler. Bei den Salmoniden sind diese Verhältnisse wegen des Massenreichtums des Venennetzes nur äusserst mühsam zu untersuchen, bei Amia calva dagegen ist ein Plexus von ganz geringer Ausdehnung entwickelt, so dass hier die Verhältnisse ohne besondere Mühe gedeutet werden können, auch behalten hier die angelagerten Zellen von Anfang an ihren epitheloiden Charakter entsprechend ihrem Ursprunge bei.

Diese angelagerten Zellen der Venenwand beginnen zu wuchern. Der Zeitpunkt, in welchen diese Wucherung auftritt, ist ein ganz verschiedener. Oft beginnt sie noch in der embryonalen Periode (Fig. 26 Forellenembryo vom 75. Tag, Fig. 25 Forellenembryo vom 88. Tag und Fig. 23 Forellenembryo vom 95. Tag.) oder sie setzt erst nach dem Ausschlüpfen im ersten Lebensmonat ein. Die Verschiedenheit hängt zum Teile von

dem Ernährungszustande ab. Diese Wucherungen beweisen auf das deutlichste die Zugehörigkeit der Zellen zur Venenwand, denn an derselben beteiligen sich in gleicher Weise angelagerte Zellen, wie Endothelzellen; die gewucherten Endothelzellen sind durch nichts von den angelagerten Zellen zu unterscheiden. Man hat dann ein Gewebe aus dicht aneinander gepressten Zellen vor sich, in welches scheinbar vollkommen wandungslos Kapillaren eingegraben sind (Fig. 23). In diesem Zustand können die Wucherungen lange Zeit verharren, ohne dass es zur Rückdifferenzierung der Endothelzellen käme. Man bekommt dann auf Schnitten ein Balkenwerk ausgefüllt von Zellen, zwischen diesem Balkenwerk den Venenplexus. Ist die Wucherung sehr ausgiebig, so können die weiten Venen des Plexus und selbst die Vena cardinalis durch die einwuchernden Massen neugebildeter Zellen stark verengt werden (Fig. 23).

Auch wieder zu ganz wechselnden Zeiten scheiden sich in dem Balkenwerke zweierlei Arten von Zellen. Neben den Zellen mit dunklem, homogenen Kern treten Zellen (epitheloide Zellen) auf, mit hellem bläschenförmigen Kern, in welchem ein deutliches, sehr reichliches Chromatinnetz sich befindet. In Bezug auf die letztere Eigenschaft sind diese Zellen in voller Übereinstimmung mit den embryonalen Blutzellen. Die Zellen liegen anfangs vollständig gemischt und überall finden sich Übergangsformen zwischen beiden Arten, so dass ich annehmen muss, diese epitheloiden Zellen sind aus den gewucherten Zellen der Venenwand hervorgegangen (Fig. 30). Später ändert sich das Verhältnis insofern, als die epitheloiden Zellen immer dichter angehäuft auftreten und schliesslich ganze Stränge bilden.

In Textfigur 38 gebe ich den Querschnitt durch den primären Harnleiter in der Höhe zwischen Vorniere und Nachniere wieder. Der Harnleiter ist hier noch stark geschlängelt, deshalb zweimal auf dem Schnitt getroffen. Man sieht das Balkenwerk des pseudolymphoiden Gewebes plötzlich durch

epitheloide Stränge unterbrochen, diese epitheloiden Stränge gleichen so vollständig einem Epithelgewebe, dass es z. B. bei auf dem Schnitt ohne Verbindung mit den übrigen getroffenen epitheloiden Strängen (in der Textfigur ausdrücklich bezeichnet) unmöglich ist, ohne Durchmusterung der Serie zu bestimmen, haben wir es mit einem Randschnitt durch einen Schlingen-



Textfigur 38.

Figurenerklärung: Lachs 468 Tage nach der Befruchtung (ca. ein Jahr dem Auschlüpfen). Epitheloide Stränge im pseudolymphoiden Gewebe.

scheitel des primären Harnleiters zu thun oder mit einem solchen epitheloiden Strang. An der Übergangsstelle der epitheloiden Stränge in das Balkenwerk des pseudolymphoiden Gewebes haben wir eine Zeitlang wieder beide Zellenarten gemischt, dann treffen wir nur noch die gewöhnlichen Venenwandzellen an. Die epitheloiden Stränge lassen einen dunkler gefärbten Rand und ein helleres Centrum erkennen. Solche Stränge

finden sich im Bereiche des ganzen kranialen Drittels der Niere. Die epitheloiden Zellen der Fig. 30 und die centralen Zellen der epitheloiden Stränge wandeln sich allmählich in Blutkörperchen, und zwar in farbige, um. Es lassen sich wenigstens zwischen den epitheloiden Zellen der Textfigur 38 und den Blutzellen alle Übergangsstufen erkennen.



Textfigur 39.

Figurenerklärung: Lachs 468 Tage nach der Befruchtung (ca. ein Jahr nach dem Ausschlüpfen). Epitheloide Stränge mit Umwandlung der centralen Zellen in rothe Blutkörperchen.

In Textfigur 39 ist ein solcher epitheloider Strang bei stärkerer Vergrösserung abgebildet. Ich habe mich absichtlich begnügt, die Umwandlung der epitheloiden Zellen in fertige Blutkörperchen zu konstatieren, ein genaueres Eingehen auf den Prozess in allen seinen Details vermieden, weil sonst die Veröffentlichung dieser Arbeit noch einmal über Gebühr verzögert worden wäre. Dass das pseudolymphoide Gewebe der Niere im

ausgebildeten Tiere eine Bildungsstätte von weissen und roten Blutkörperchen ist, hat bereits Ziegler (87, pag. 650) als Hypothese ausgesprochen. Es kam mir hauptsächlich darauf an, die Aufmerksamkeit auf diese eigentümlichen epitheloiden Zellen zu lenken, die erst einzeln, später zu Strängen geordnet auftreten. Ich glaube diese Zellen — die übrigens nichts mit dem Harnsystem zu thun haben, sie treten auf, nachdem dasselbe in seiner Entwickelung vollendet ist und ehe dasselbe zu Grunde geht — mit Sicherheit von den Zellen der Venenwand ableiten zu können.

In der Fähigkeit aber, der Venenwand solche epitheloide Stränge, die sich nicht von echten Epithelsträngen unterscheiden lassen, zu bilden, liegt ein Beweis für ihre nicht mesenchymatische Natur. Denn nirgends treffen wir in der Weiterentwickelung des Mesenchyms auf solche Bilder.

Zusammenfassung.

1. Die erste Anlage der Vorniere besteht aus fünf hintereinander gelegenen soliden Vorwucherungen beider Seitenplatten. Diese Vorwucherungen sind streng metamer angeordnet, jedesmal in der kaudalen Hälfte des 3.—7. Ursegmentes beginnend. Wir können also von Vornierenkanälchen, wenn auch rudimentären Charakters, sprechen. Dieses erste Vornierenstadium besteht nur ganz kurze Zeit bei Emrybonen mit 11 Ursegmentpaaren.

2. Mit dem Auftreten des 12. Ursegmentpaares beginnt ein Umwandlungsprozess der Vorniere. Die einzelnen Vornierenkanälchen verstreichen zu einer Falte (primäre Vornierenfalte).

Gleichzeitig mit dieser Umwandlung tritt im 8—10. Ursegment die Anlage des kaudalen Abschnittes des primären Harnleiters auf. Derselbe entsteht durch Zerfall der primären Seitenplatten in sekundäre Seitenplatten, kaudaler Abschnitt des Harnleiters und Venenstrang. Indem die Dreiteilung der primären Seitenplatten kaudalwärts fortschreitet, wächst der primäre Harnleiter kaudalwärts weiter bis zu seiner Einmündung in den Darm.

3. Mit der Entwickelung der primären Vornierenfalte und des kaudalen Abschnittes des primären Harnleiters ist die eigentliche Entwickelung des Vorniere abgeschlossen. Alle weiteren Veränderungen sind sekundärer Natur. Mit denselben passt sich die Vorniere den Aufgaben als allein im ausgeschlüpften Tiere funktionierendes Harnorgan an.

4. Die primäre Vornierenfalte wird durch eine Einfaltung (sekundäre Vornierenfalte), welche von dorsolateral nach ventromedial vordringt, in zwei Teile geschieden, einen dorsalen und ventralen. Aus dem dorsalen Abschnitt der primären Vornierenfalte entsteht der kraniale Abschnitt des primären Harnleiters, der dem Sammelrohr der übrigen Vertebraten homolog zu setzen ist, aus dem ventralen die Vornierenkammer.

5. Im Laufe der Entwickelung ändern sich die Verhältnisse, indem der dorsale Abschnitt lateral, der ventrale medial wandert. Gleichzeitig trennen sich beide Abschnitte und bleiben nur noch an einer Stelle miteinander verbunden (Pseudovornierenkanälchen).

6. Nach Abschluss der Verschiebung beginnt die Anlage des Glomerulus. Die Anlage ist paarig und stülpt sich nicht in die Vornierenkammer ein, sondern wird von ihr durch die Bildung eines ventralen Hornes umwachsen.

7. Der Glomerulus der Vorniere entspricht nicht dem gewohnten Schema. Er stellt im ausgebildeten Zustand ein

auf bestimmte Strecke sackförmig erweitertes und vielfach gefälteltes Gefäss dar. Es sind jederseits zwei solche Gefässe vorhanden, die vorn getrennt mit der Aorta zusammenhängen, kaudalwärts sich vereinigen und die A. mesenterica bilden.

8. Das Gefäss des Glomerulus wird unabhängig von der Aorta in loco, wahrscheinlich aus Splanchnopleuraelementen angelegt. Neben der Verbindung mit der Aorta, dem Hauptafferens, werden noch Nebenafferentia, 3—4 Stück, angelegt.

9. Die Vornierenkammer der Salmoniden ist eine innere im Verlaufe der Vornierenkanälchen entstandene, und steht in unüberbrückbarem Gegensatz zu der Vornierenkammer der Amphibien und Petromyzonten.

10. Die Vornierenkammern von Lepidosteus, Amia calva, Ichthyophis, Crocodilus biporcatus und Chelonia midas sind mit grosser Wahrscheinlichkeit innere.

11. Der einheitliche Malpighische Körper der Vorniere ist eine sekundäre Bildung, entstanden durch Verschmelzung segmental angelegter Vornierenkammern und Glomeruli. Die Semonsche Hypothese über die Entstehung der Vornierenkammern und der Aussentrichter, ist durch nichts bewiesen und wahrscheinlich unrichtig.

12. Die Vena cardinalis post. entsteht durch die oben unter 2 erwähnte Dreiteilung der annoch soliden primären Seitenplatten in sekundäre Seitenplatten, kaudalen Abschnitt des primären Harnleiters und Venenstrang. Die Dreiteilung beginnt im 8. Ursegment und reicht zuweilen bis zum letzten gebildeten Ursegment. Indem mit der Bildung neuer Ursegmente die Dreiteilung nach hinten fortschreitet, verlängert sich der Venenstrang. Nach vollendeter Teilung rücken die Venenstränge beider Seiten unter die Chorda einwärts vor und verschmelzen miteinander zu einem unpaaren medianen soliden Strang. Derselbe wird später hohl. Seine peripheren Zellen werden zur Gefässwand, seine centralen zu roten Blutkörperchen.

13. Wenn der Venenstrang einem Teilstück der primären Seitenplatten entspricht, so entsteht er aus beiden Lamellen derselben, die in ihm auftretende Lichtung ist keinesfalls primäre (Furchungshöhle), viel eher sekundäre Leibeshöhle (Coelom).

14. Der Venenstrang entsteht aus einem Teile der Gesamtrumpfwand. Dieser Teil bleibt stets im epithelialen Verband; ein mesenchymatisches Zwischenstadium existiert nicht.

15. Das Sklerotom stellt eine sackförmige Ausstülpung des Ursegmentes dar, welche von der ventralen Fläche desselben ausgeht und sich einwärts gegen die Chorda zu umklappt. Beide Blätter des Ursegmentes, Somato- und Splanchnopleura, beteiligen sich am Aufbau desselben. Vom 8. Ursegment ab wird der disponible Raum für das Sklerotom durch den Venenstrang eingeengt, infolgedessen stellt das Sklerotom nur noch eine solide Masse dar, die aber mit beiden Blättern des Ursegmentes in Zusammenhang steht.

16. Im Verlaufe der Entwickelung löst sich das Sklerotom vom Ursegment. Die losgelösten Sklerotome verschmelzen miteinander zu einem dorsal vom Venenstrang gelegenen Strang, dem Mesenchymaortenstrang.

17. Der Mesenchymaortenstrang spaltet sich in zwei Stränge, einen medialen, der zur Aorta, einen lateralen, der zur Ursprungsstätte des axialen Bindegewebes wird.

18. Infolge dieser Entwickelungsweise kann die Lichtung der Aorta nicht der primären Leibeshöhle entsprechen, sie ist mit viel grösserer Wahrscheinlichkeit der sekundären Leibeshöhle zuzurechnen.

19. Dass am Aufbau der Vornierenkanälchen und des Sklerotoms sich beide Blätter des Mesoderms beteiligen, hat seinen Grund in mechanischen Verhältnissen, in der bei Salmoniden frühzeitigen, vollständigen Abtrennung der Ursegmente von den Seitenplatten.

20. Das Gefässendothel ist fast sicher mesodermalen Ursprungs bei Teleostiern, Reptilien, Vögeln und Säugern, zweifelhaft, aber sehr zu Gunsten des Mesoderms, liegen die Verhältnisse bei Selachiern, während bei Petromyzonten und Amphibien einstweilen die entodermale Abkunft sehr wahrscheinlich ist.

21. Der Glomerulus der Hühnervornieren entsteht in loco. Die Stammvene, der Venenplexus der Niere, das Eigengefäss des Glomerulus der Vorniere, die A. mesenterica und die Aorta entstehen bei Salmoniden in loco. Die His sche Theorie, dass die Gefässe ausserhalb des embryonalen Körpers angelegt werden und erst später in den Embryo einwachsen, besitzt deshalb keine allgemeine Gültigkeit und ist in jedem einzelnen Falle nachzuprüfen. Das Einwachsen der Gefässe ist vielleicht mit einem Zuwachsen der blutbildenden Gefässe auf die Gefässe des Embryo zu erklären.

22. Zwischen Gefässepithel und Lymphendothel ist vielleicht ein scharfer Unterschied zu machen. Die Gefässepithelien sind echte Epithelien, die Lymphendothelien platte Bindegewebszellen.

23. Ein gemeinsamer Blutbindegewebskeim existiert wahrscheinlich nicht.

24. Die Urnierenkanälchen entstehen im Bereiche des mittleren Drittels des primären Harnleiters. Sie entstehen aus sich abschnürenden halbkugeligen Verdickungen der dorsalen Wand des primären Harnleiters. Die Zahl der Urnierenkanälchen schwankt zwischen 5 und 9. Die Bildung hebt an zwischen dem 52. und 55. Tage der Entwickelung, bei einer Entwickelungsdauer von 104 Tagen, sie ist vollendet um den 80. Tag. Die abgeschnürten Urnierenkanälchenanlagen bleiben bis zum Ausschlüpfen des Tieres (104. Tag) völlig unverändert.

25. Die primären Nachnierenkanälchen entwickeln sich über der kaudalen Hälfte des primären Harnleiters, von der Mitte der Urnierenanlage bis zur Kloake. Sie entwickeln sich aus ein-

zelnen Zellen, die dorsal vom primären Harnleiter liegen und deren Herkunft nicht zu bestimmen ist. Die kranialen Anlagen liegen metamer und entstehen aus von einander völlig getrennten Nestern, die kaudalen Anlagen geben die metamere Anordnung auf und entstehen bis zu dreien aus gemeinsamen Nestern.

26. Das ausgebildete Nachnierenkanälchen unterscheidet sich vom Urnierenkanälchen

1. durch den Aufbau. Während die Kerne des Urnierenkanälchens nach aussen allerdings wandständig, sonst aber unregelmässig gruppiert und nicht dicht gedrängt sind, sind die Kerne des Nachnierenkanälchens eng aneinander gepresst und zwiebelschalenförmig geschichtet. Das Urnierenkanälchen hat dunkler gefärbte Kerne.
2. durch die Lage. Die Vornierenkanälchen liegen zwischen den Strebepfeilern, die Nachnierenkanälchen in denselben.
3. durch die Entstehung. Die Urnierenkanälchen entstehen durch Abschnürung von metameren dorsalen Wandverdickungen des primären Harnleiters. Die Nachnierenkanälchen aus einem Blastem unbekannter Herkunft.

27. Die Rückbildung der Vorniere beginnt am Ende des dritten Monates nach dem Ausschlüpfen. Sie hebt an mit Obliteration des Vas afferens und des Vas efferens und einem dadurch bedingten Zusammenfallen des Glomerulus. Dann verengen sich die beiden Pseudonephrostomata, der vordere Abschnitt des primären Harnleiters wird windungsärmer. In diesem Zustand verharrt die Vorniere lange Zeit. $1^1/_2$ Jahre nach dem Ausschlüpfen sind der Glomerulus, die Vornierenkammer und das Pseudovornierenkanälchen geschwunden, der kraniale Abschnitt des primären Harnleiters aber noch erhalten. Während der Rückbildung der Vorniere nimmt das pseudolymphoide Gewebe an Masse zu, so dass eine Massenabnahme des Gesamtorganes nicht stattfindet.

28. Durchgreifende Änderung in der Entwickelung der Urnierenkanälchen, die vom 80. Tage nach der Befruchtung bis zum 160. Tag ein Ruhestadium durchmachen, treten am Ende des zweiten Monats nach dem Ausschlüpfen auf. Die Urnierenkanälchen nehmen rapid an Masse zu und teilen sich. Auch die Teilstücke (sekundäre Urnierenkanälchen) bleiben solid. Die Massenzunahme ist eine so gewaltige, dass im Bereiche des Urnierenkanälchenkomplexes alle anderen Komponenten (Nachnierenkanälchen, Venenplexus, pseudolymphoides Gewebe) der bleibenden Niere verdrängt werden. Die Teilung geht immer wieder auch an den Teilstücken vor sich, so dass man schliesslich im geschlechtsreifen Tiere bis zu 50 sekundäre Urnierenkanälchen an Stelle des ursprünglich einzigen erhält. Die sekundären Urnierenkanälchen bleiben immer solid, treten niemals in Beziehung weder zu dem primären Harnleiter, noch zu den Geschlechtsdrüsen.

29. Die Nachnierenkanälchen brechen gegen Ende des 2. Monats nach dem Ausschlüpfen in den primären Harnleiter durch. Sie teilen sich häufig in einen kranialwärts und in einen kaudalwärts verlaufenden Schenkel.

30. Während im kaudalen Nierenabschnitt noch primäre Nachnierenkanälchen angelegt werden, entstehen im kranialen Nierenabschnitt secundäre Nachnierenkanälchen in genau der gleichen Weise und Form wie die primären. Nur ist von Anfang an eine vollständige Dysmetamerie vorhanden. Die sekundären entstehen nur im Anschluss an den primären Harnleiter, aber überall an seinem Umfange, selbst am medialen und ventralen. Die Entwickelung der sekundären Nachnierenkanälchen geschieht völlig unabhängig von den primären aus einem Blastem unbekannter Herkunft.

31. Nachdem im kranialen Abschnitt der Niere primäre und sekundäre Nachnierenkanälchen vollständig ausgebildet sind, kommt es zur Bildung der tertiären Nachnierenkanälchen. Die-

selben werden genau so wie die primären und sekundären angelegt, entstehen aber völlig unabhängig von ihnen. Die tertiären Kanälchen entstehen überall, aber immer entweder an den primären Harnleiter oder an die primären und sekundären Nachnierenkanälchen gebunden.

32. Für die Nachnierenkanälchen der sogenannten Kaudalniere wird ein eigener Ausführungsgang (sekundärer Harnleiter) durch Ausstülpung vom primären Harnleiter gebildet.

33. Die Urnierenkanälchen sind eine zweite Generation von Exkretionskanälchen, die dorsal von den Vornierenkanälchen auftreten und sich unter anderen mechanischen Bedingungen als diese entwickeln.

34. Die Nachnierenkanälchen sind eine dritte, unter geänderter mechanischer Bedingung in anderer Form auftretende Generation von Exkretionskanälchen.

35. In den Urnieren der Selachier und Amphibien liegt vielleicht kein einfaches Organ vor, sondern eine Harndrüse, zusammengesetzt aus Urnieren- und Nachnierenkanälchen, wie die sogenannte Bauchniere der Salmoniden. Es lassen sich wenigstens in folgenden Punkten eine Übereinstimmung zwischen den Nachnierenkanälchen der Salmoniden und den sogenannten sekundären Urnierenkanälchen der Amphibien nachweisen: 1. In der Art der Entwickelung aus einem Nierenblastem, 2. in dem Nebeneinandervorkommen mit Urnierenkanälchen resp. primären Urnierenkanälchen in demselben Segment und in ihrer medialen Lage zu denselben, 3. in ihrer anfänglich segmentalen Anordnung, 4. in ihrer Einmündung in den primären Harnleiter.

36. Die mannigfachen oft bedeutenden Differenzen zwischen den Nierenabschnitten der einzelnen Vertebraten sind auf die Differenzen im zeitlichen Auftreten dieser Abschnitte zu setzen. Während der Gesamtentwickelung ändern sich fortwährend die mechanischen Einflüsse. So können die Drüsenkanälchen der

Urniere eines Vertebraten, deren Entwickelung sehr spät bei weit fortgeschrittener Gesamtentwickelung anhebt, sich ganz verschieden von den Drüsenkanälchen einer Urniere entwickeln, die sehr frühzeitig bei noch wenig fortgeschrittener Gesamtentwickelung angelegt wird. Tritt die Bildung des zweiten Nierenabschnittes so spät ein, dass die mechanischen Vorbedingungen für die Entwickelung der Urniere abgelaufen sind, so kann auf die Bildung der Vornierenkanälchen gleich die Bildung von Nachnierenkanälchen folgen, wie es wahrscheinlich bei Amia der Fall ist.

37. Wenn einerseits Vornierenkanälchen und Urnierenkanälchen, andererseits Urnieren- und Nachnierenkanälchen in demselben Nierenabschnitte nebeneinander vorkommen, so ist die Anwendung der Namen „Vorniere“ und „Urniere“ nicht mehr gut möglich. Am besten wäre es, dieselben ganz fallen zu lassen und von primären (Vornieren-), sekundären (Urnieren-), tertiären (Nachnieren-) Harnkanälchen u. s. w. zu sprechen.

38. Der Darm teilt sich kaudalwärts in zwei Abschnitte (dorsaler und ventraler Darm). Der dorsale Darm setzt sich nur in den Schwanzdarm fort, der ventrale bildet nur den After. Die Kupffersche Blase stellt einen erweiterten Abschnitt des Schwanzdarmes dar. Die Zweiteilung des Darmes schreitet in kaudokranialer Richtung weiter. Dadurch kommt die Mündung des Schwanzdarmes schliesslich kranial vom After zu liegen.

39. Beide primären Harnleiter münden in den ventralen Darm, jeder unabhängig von dem anderen. Später bildet der Darm an der Stelle der Einmündung ein Divertikel, die erste Anlage der Harnblase.

40. Harnblase und Darm setzen sich kaudalwärts in die Kloake fort. Später schnürt sich der Darm rinnenförmig von der Kloake ab, dieselbe wird zur Harnblase resp. Urethra. Der Darm bricht später wieder aufs neue durch. Harnblase und Harnröhre sind also entodermale Gebilde.

41. Das in der Litteratur als lymphoides Gewebe der Niere bezeichnete Gewebe ist kein lymphoides Gewebe. Es entsteht durch Wucherung der Zellen der Venenwand, sowohl der anliegenden Zellen wie der Endothelzellen. So entsteht ein Balkenwerk, in dessen Maschen die venösen Gefässe der primären Harnleiter und der Drüsenapparat der Niere liegen. Ich nenne deshalb dieses Gewebe das pseudolymphoide Gewebe.

42. Die Zellen des Balkenwerkes scheiden sich in solche mit dunklem und homogenem Kern und in epitheloide Zellen. Diese epitheloiden Zellen können sich so vermehren, dass ein solcher Balken des pseudolymphoiden Gewebes nur noch aus epitheloiden Zellen besteht. Die epitheloiden Zellen gehen aus den Zellen mit dunklem und homogenem Kern hervor.

43. Aus den epitheloiden Zellen gehen farbige Blutkörperchen hervor.

44. In der Fähigkeit der Venenwand, solche epitheloide Stränge zu bilden, liegt der beste Beweis, dass sie nicht mesenchymatischer Natur ist.

Zürich, 20. November 1896.

Litteratur-Verzeichnis.

Baer, Karl Ernst von.

35. Entwickelungsgeschichte der Fische. Leipzig 1835.

Balfour, F.

75. On the origin and history of the urogenital organs of Vertebrates. Journ. of Anat. and Physiolog. Vol. X, 1875.

78. A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

81a. A Treatise on Comparative Embryologie. London 1881.

81b. Die Kopfniere der ausgewachsenen Teleostier und Ganoiden. Biolog. Centralblatt, Band I, 1881.

Balfour and Parker.

82. On the structure and development of Lepidosteus osseus. Philosoph. transact. of the R. Soc. of London. Vol. CLXXIII, 2, 1882.

Bambecke, Ch. van.

67. Recherches sur le développement du Pélobate brun. 1867.

Beard, J.

87. The origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anat. Anz., II, 1887.

89. On the early development of Lepidosteus osseus. Proc. R. Soc. of London. Vol. XXXXVI, 1889.

94. The pronephros of Lepidosteus osseus. Anat. Anz., X, 1894.

Boehm und Oppel.

93. Taschenbuch der mikroskopischen Technik.

Bonnet, R.

87. Über die ektodermale Entstehung des Wolffschen Ganges bei den Säugetieren. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphologie u. Physiologie. München 1887.

88. Präparate und Zeichnungen zur Entwickelungsgeschichte des Schafes. Verhandl. der anatom. Gesellschaft zu Würzburg. 1888.

91. Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. 1891.

Boveri.

90. Über die Niere des Amphioxus. Münchener med. Wochenschr. 1890.

Braun.
77. Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Entwickelungsgeschichtlich u. anatomisch bearbeitet. Arbeiten aus d. zoolog.-zootom. Institut Würzburg, IV, 1877.

Brook.
87. Note on the epiblastic origin of the segmental duct in teleostean fishes and in birds. Proceed. of R. Soc. of Edinburgh, Vol. XIV, 1887.

Bütschli.
82. Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefässapparates eines Teiles der Metazoen. Morphol. Jahrbuch, VIII, 1882.

Corning, H. K.
90. Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. Arch. f. mikr. Anat. XXXVI, 1890.

v. Davidoff.
84. Über die Entstehung der roten Blutkörperchen und den Parablast von Salam. macul. Zoolog. Anzeiger, VII, 1884.

Disse.
79. Die Entstehung des Blutes und der Gefässe im Hühnerei. Arch. für mikr. Anatomie, XVI, 1879.

Emery.
82. Études sur le développement et la morphologie du rein des poissons osseux. Arch. ital. de biologie, II, 1882.
83. Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Arch. ital. de biologie, IV, 1883.

Felix, W.
91. Die erste Anlage des Exkretionssystems des Hühnchens. Zürich. A. Müller, 1891.
92. Zur Leber- und Pankreasentwickelung. Arch. f. Anat. u. Entw. 1892.
95. Die Entwickelung des Exkretionssystems der Forelle. Verh. d. anat. Gesellschaft Basel. 1895.

Field, H. H.
91. The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. of the Museum of comp. Zoolog. at Harward College, Vol. XXI 1889.
93a. Über die Gefässversorgung und die allgemeine Morphologie des Glomus. Anat. Anzeiger, VIII, 1893.
93b. Über die Art der Abfassung naturwissenschaftlicher Litteraturverzeichnisse. Biolog. Centralblatt, XIII, 1893.

Fleischmann.
87. Zur Entwickelungsgeschichte der Raubtiere. Biolog. Centralblatt, VII, 1887.

Flemming.
86. Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Arch. für Anatomie u. Entwickelungsgeschichte. 1886.

Fürbringer.
77. Zur Entwickelung der Amphibienniere. Heidelberg, Hörning, 1877.
78. Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Exkretionsorgane. Morphol. Jahrbuch, IV, 1878.
Gensch.
82. Das sekundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Diss. inaug. Königsberg, 1882.
Goette, A.
75. Entwickelungsgeschichte der Unke. 1875.
90. Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. 5. Heft. Entwickelung des Flussneunauges. Hamburg u. Leipzig 1890.
Hatscheck.
81. Studien über die Entwickelung des Amphioxus. 1881.
88. Über den Schichtenbau des Amphioxus. Verh. d. anat. Gesellschaft Würzburg. 1888.
Henneguy.
88. Recherches sur le développement des poissons osseux. Journal de l'anat. et physiol. 1888.
Hensen.
66. Bemerkungen über die Lymphe. Arch. f. pathol. Anatomie, XXXVII, 1866.
67. Embryologische Mitteilungen. Arch. f. mikr. Anatomie, III, 1867.
75/76. Beobachtung über die Befruchtung und Entwickelung des Meerschweinchens und Kaninchens. Arch. f. Anat. u. Physiol., I, 1875/76.
Hertwig, O.
Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte.
His, W.
68. Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Leipzig 1868.
76. Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung parablastischer Zellen. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. 1876.
82. Die Lehre vom Bindesubstanzkeim. Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuen entwickelungsgesch. Fragen. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1882.
Hoffmann, C. K.
81. Zur Ontogenie der Knochenfische. Amsterdam 1881/83.
84. Beiträge zur Entwickelungsgesch. der Reptilien. Zeitschr. für wiss. Zoolog. XI, 1884.
85. Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrbuch, XI, 1885.
86. Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane der Anamnier. Zeitschr. für wiss. Zoologie, XXXXIV, 1886.
89. Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei Reptilien. Zeitschr. für wiss. Zoologie, XXXXVIII, 1889.
93. Zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Blutgefässe bei Selachiern. Morph. Jahrb., XIX, 1893.

Jungersen.
93. Die Embryonalniere des Störs. Zoolog. Anzeiger, XVI, 1893.
94. Die Embryonalniere von Amia calva. Zoolog. Anzeiger, XVII, 1894.

Kirkaldy.
94. On the head Kidney of Myxine. Quart. journ. of mikrosc. sciences. Vol. 35, 1894.

Keibel, F.
88a. Zur Entwickelungsgeschichte des Igels. Anat. Anzeiger, III, 1888.
88b. Die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchens-embryo. Arch. für Anatomie u. Entwickelungsgeschichte, 1888.
89. Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, 1889.

Koelliker, A.
79. Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. II. Auflage.
84. Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Zeitschr. für wiss. Zoologie, XXXXIV, 1884.

Kollmann, J.
91. Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Arch. für Anatomie u. Entwickelungsgeschichte, 1891.

Korschelt und Heider.
92. Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte.

Kovalewsky.
71. Entwickelung der Würmer und Arthropoden. 1871.

Kupffer.
88. Über die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Sitzungsber. der k. bayer. Akad. der Wissenschaften. München 1888.
90. Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. für mikrosk. Anat. XXXV, 1890.

Lereboullet, A.
73. Recherches d'embryologie comp. sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse. Mém. sav. étrang. Acad. des Scienc. XVII, 1873.

Lockwood.
87. The development and Transition of the Testis normal and abnormal. Journal of anat. and physiol., XXI, 1887.

M'Intosh and Prince.
87/88. On the development and Life-histories of the Teleostean Food- and other Fishes. Transact. of the R. Soc. Edinburgh. 1887/88.

Martin.
88. Über die Anlage der Urniere beim Kaninchen. Arch. für Anatomie u. Entwickelungsgeschichte, 1888.

Mayer, P.
87. Über die Entwickelung des Herzens und der grossen Gefässstimme bei Selachiern. Mitteil. der zoolog. Station Neapel, VII, 1887.
94. Über die ersten Stadien der Gefässe bei Selachiern. Anat. Anzeiger, IX, 1894.

Mercier, A.
95. Die Zenker'sche Flüssigkeit, eine neue Fixierungsmethode.
Meyer, F.
75. Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitzungsber. der naturforsch. Gesellschaft Leipzig. 1875.
Meyer, H.
90. Die Entwickelung der Urniere beim Menschen. Arch. für mikrosk. Anatomie, XXXVI, 1890.
Minot, C. S.
94. Über das Gonotom. Anatom. Anzeiger, 1894.
Mitsukuri.
88. The ectoblastic origin of the Wolffian duct in Chelonia. Zoolog. Anzeiger, XI, 1888.
Müller, W.
75. Über das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyklostomen. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch., IX, 1875.
Nussbaum, M.
78. Über die Niere der Wirbeltiere. Sitzungsber. der niederrhein. Ges. Bonn, 1878.
Oellacher, J.
72. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische, I. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, XXII, 1872.
73. Beiträge zur Entwickelung der Knochenfische, II. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XXIII, 1873.
Orr.
87. Contribution to the embryologie of the lizard. Journal of Morph., I, 1887.
Ostroumoff.
88. Zur Entwickelungsgeschichte der Eidechsen. Zoolog. Anz., XI, 1888.
Owsjannikow.
89. Zur Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges. Mélanges biolog. tir. de Bull. de l'Acad. imp. des sc. Petersbourg, XIII, 1889.
Perenyi.
87. Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana escul. und Lacert. virid. Zoolog. Anzeiger, X, 1887.
Price.
96a. Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma Stouti Lockington). Sitzungsber. der mathem.-physik. Klasse der bayer. Akad. der Wiss. München, 1896.
96b. Some points in the development of a Myxinoid (Bdellostoma Stouti Lockington). Verhandl. der anatom. Gesellsch. Berlin, 1896.
Rabl, C.
87. Über die Bildung des Herzens bei Amphibien. Morphol. Jahrbuch XIII, 1887.
88. Über die Bildung des Mesoderms. Verhandl. der anat. Gesellschaft Würzburg, 1888.

Rabl.
90. Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrbuch, XV, 1890.
92. Über die Entwickelung des Venensystems der Selachier. Festschrift für Leuckart. Leipzig 1892.
96. Über die Entwickelung des Urogenitalsystems der Selachier. 2. Fortsetzung der Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrbuch XXIV, 1896.

Raffaele.
92. Sistema vascolare nei Selacei. Mitteil. d. zool. Station Neapel, 1892.

Rauber.
83. Die Entwickeluug der Gewebe des Säugetierkörpers und die histologischen Systeme. Ber. der naturf. Gesellschaft zu Leipzig. 1883.

Renson.
83. Recherches sur le rein céphalique et le corps de Wolff chez les oiseaux et les mammifères. Thèse Bruxelles, 1883.

Riede.
87. Untersuchungen zur Entwickelung der bleibenden Niere. Diss. inaug. München, 1887.

Romiti.
74. Über den Bau und die Entwickelung des Eierstockes und des Wolffschen Ganges. Arch. für mikroskop. Anatomie, X, 1874.

Rosenberg.
67. Untersuchungen über die Entwickelung der Teleostierniere. Dissert. inaug. Dorpat 1867.

Rückert.
88a. Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Archiv für Anat. und Entwickelungsgesch. 1888.
88b. Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen. Biolog. Centralblatt, VIII, 1888.
92. Entwickelung der Exkretionsorgane in Ergebnissen der Anatomie u. Entwickelungsgeschichte. Merkel-Bonnet, 1892.

Rudnew.
92. Über die Entwickelung des Endothels im Herzen der Amphibien. Arbeit. aus zootom. Institut Warschau 1892 (citiert nach Stieda, Ergebnisse von Merkel-Bonnet, 93).

Ryder.
82. A Contribution to the Embryographie of Osseous Fishes with special reference to the development of the Cod. Rep. U. S. Fishcommiss. 1882.
87. Note au resumé du traveil de Haddon. Americ. Natural. V. XXI. 1887. Citiert nach Rückert 92.

Saxer.
96. Über die Entwickelung und den Bau normaler Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weissen Blutkörperchen. Anatom. Hefte, 1896.

Sedgwick.
80. Development of the Kidney in its relation to the Wolffian body in the chik. Quart. journ. of mikrosc. sc., XX, 1880.
81. On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chik. Quart. journ. of mikrosc. sc. XXI, 1881.

Schwink.
91. Untersuchungen über die Entwickelung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. Morphol. Jahrbuch, XVII, 1891.

Semon.
90. Über die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anatom. Anzeiger, V, 1890.
92. Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Jen. Zeitschr. für Naturwissenschaft, XIX, 1892.
96. Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Festschrift für Carl Gegenbaur. III. Band. Leipzig, Engelmann. 1896.

Semper.
74/75. Die Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arbeit. aus dem zoolog.-zootom. Institut Würzburg, II, 1874/75.
75. Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut Würzburg, II, 1875.

Shipley.
87. On some points in the development of Petromyzon fluviat. Quart. journ. of mikrosc. sc. XXVII, 1887.

Sobotta.
94a. Über Mesoderm-, Herz-, Gefäss- und Blutbildung bei Salmoniden. Verhandl. der anat. Gesellsch. Strassburg, 1894.
94b. Die Entwickelung der Vorniere der Salmoniden. Anatom. Anzeiger, X, 1894.

Graf Spee.
84. Über die direkte Beteiligung des Ektoderms an der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch., 1884.

Stöhr.
95. Über die Entwickelung des Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei rana temporaria. Morphol. Jahrbuch Bd. XXIII, 1895.

Strahl.
84. Über die Anlage des Gefässsystems in der Keimscheibe von Lacerta agil. und vivipar. Marburger Sitzungsber., 1884.
87. Die Dottersackwand und der Periblast der Eidechse. Zeitschr. für wiss. Zoologie, XXXXV, 1887.
94. In Ergebnissen von Merkel-Bonnet, 1894.

Truman.
69. On the development of the Pike. Monthly Mikrosc. Journ., II, 1869.

Vejdovsky.
88/92. Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag, 1888/92.
Virchow, H.
95. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft Basel. 1895.
Waldeyer, W.
83. Archiblast und Parablast. Arch. für mikrosk. Anat., XXII, 1883.
Weldon.
84. On the head Kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodys. Quart. Journ. of mikr. sc., XXIV, 1884.
Wenckebach.
85. The development of the blood corpuscles in the embryo of Perca fluviat. Journal of anat. and physiol., XIX, 1885.
86. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Archiv für mikrosk. Anatomie, XXVIII, 1886.
91. Der Gastrulationsprozess bei Lacerta agilis. Anat. Anzeig., VI, 1891.
Wiedersheim.
90. Über die Entwickelung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Archiv für mikr. Anatomie, XXXVI, 1890.
Wilson.
91. The embryologie of the sea bass. Extracted form the bull. of the Unit. Stat. Frole Commiss., Vol. IX, 1891.
van Wijhe.
89. Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Exkretionssystems der Selachier. Arch. f. mikr. Anatomie, XXXIII, 1889.
Ziegler, H. E.
82. Die Embryonalentwickelung von Salmo salar. Diss. inaug. Freiburg i. B. 1882.
87. Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. für mikr. Anatomie, XXX, 1887.
88. Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei Selachiern. Arch. für mikr. Anatomie, XXXII, 1888.
89. Die Entstehung des Blutes bei Wirbeltieren. Berichte d. naturforsch. Gesellschaft Freiburg i. B., IV, 1889.
92. Über die embryonale Anlage des Blutes bei Wirbeltieren. Verhandl. der deutschen zoolog. Gesellschaft, 1892.
Ziegler, H. E. und Ziegler, E.
92. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Arch. für mikr. Anat., XXXIX, 1892.

Tafelerklärung.

Vergrösserung 200 : 1.

Fig. 1 und 2. Forelle vom 26. Tag. 1. Querschnitt zwischen 3. und 4. Rumpfsegment. 2. Querschnitt durch die Mitte des 4. Rumpfsegments.

Fig. 3. Forelle vom 19. Tag. Querschnitt durch das 8. Rumpfsegment.

Fig. 4. Forelle vom 28. Tag. Querschnitt der primären Vornierenfalte in der Höhe des 4. Rumpfsegmentes.

Fig. 5. Forelle vom 32. Tag. Querschnitt durch das 4. Rumpfsegment. Die sekundäre Vornierenfalte.

Fig. 6. Forelle vom 35. Tag.

Fig. 7. Forelle vom 37. Tag. Anlage der Vornierenkammer.

Fig. 8. Forelle vom 44. Tag. Ventrales Horn der Vornierenkammer.

Fig. 9. Forelle vom 54. Tag. Der ausgebildete Glomerulus.

Fig. 10. Flächenbild eines Forellenembryo mit eingezeichnetem Vornierensystem.

Fig. 11. Forelle vom 27. Tag. Dreiteilung der primären Seitenplatten.

Fig. 12. Forelle vom 28 Tag. „ „ „ „

Fig. 13. Eorelle vom 31. Tag, Mesenchymaortenstrang. Venenstrang.

Fig. 14. Forelle vom 32. Tag. Das Sklerotom.

Fig. 15. Forelle vom 34. Tag. Zweiteilung des Mesenchymaortenstrang.

Fig. 16—21. Anlage des Urnierenkanälchens.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Urnierenanlage.

Fig. 23—26. Anlage des Nachnierenkanälchens.

Fig. 27. Urgeschlechtszelle, dorsal vom primären Harnleiter.

Fig. 28 und 29. Vornierenkanälchen in Verbindung mit dem primären Harnleiter.

Fig. 30. Lachs, 119 Tage nach der Befruchtung. Querschnitt der Vorniere.

Aus dem Institut für vergleichende Anatomie, Histologie und Embryologie zu Würzburg.

Über die
Bildung des Corpus luteum
beim
Kaninchen

nebst einigen Bemerkungen über den sprungreifen Follikel und die Richtungsspindeln des Kaninchens.

von

Dr. J. Sobotta,
Prosektor am Institut für vergleichende Anatomie, Histologie und Embryologie zu Würzburg.

Mit 1 Abbildung im Text und 16 Figuren auf Tafel XLII/XLVIII.

Vor noch nicht ganz Jahresfrist hatte ich (15) Gelegenheit, eine vollständige — ich darf wohl sagen lückenlose — Darstellung der Entwickelung des Corpus luteum der Maus zu geben. Diese Darstellung führte zu wesentlich anderen Resultaten, als die Angaben fast aller früheren Autoren es erwarten liessen, und sie war die erste, die wirklich von den Anfangsstadien der Entwickelung des Corpus luteum ausging, d. h. vom Augenblick des Platzens der Graafschen Follikel und der Entleerung des Eies aus demselben. Fast alle früheren Autoren hatten nur die Follikel vor dem Platzen gesehen [1]) und zweitens die völlig ausgebildeten Corpora lutea. Aus dem Vergleich der recht verschieden aussehenden Gebilde zogen sie Schlüsse über die Herstammung der Elemente beider resp. die Umbildung der Elemente des einen in die des anderen. Nur ganz wenige Autoren haben mit Bewusstsein in Bildung begriffene Corpora lutea gesehen; es waren nur Bischoff (3—6) und Pflüger (12). Beide haben aber die Bildungen einer genaueren Untersuchung nicht unterzogen. Die geringe Beachtung, die sie gelegentlich anderer Untersuchungen den Gebilden schenkten, brachte beide Autoren dennoch im wesentlichen zur richtigen Erkenntnis, nämlich, dass das Corpus luteum eine Umwandlung der Membrana granulosa, d. h. des Follikelepithels sei.

[1]) Dabei wurden sicherlich auch atretische Follikel für normale angesehen.

Als ich nun meine diesbezüglichen Untersuchungen genau veröffentlicht hatte, glaubte ich, dass meine Darstellung genügen würde, um die früheren Hypothesen, denn weiter waren die „Untersuchungen“ anderer Autoren ja nichts, ein für allemal umzustossen. Zu meiner Befriedigung sehe ich, dass auch bei einer Reihe von Fachgenossen dieser Erfolg nicht ausgeblieben ist. Eine Anzahl der letzteren jedoch scheint zwar meine Darstellung für die Maus nicht zu bezweifeln, dagegen die mir an und für sich schon unverständliche Ansicht zu haben, dass die Bildung des Corpus luteum bei anderen Tieren und insbesondere beim Menschen in abweichender Form vor sich gehen könne.

Ich überlasse es dem Urteile anderer, ob man nach den Kenntnissen, die wir heute über die Bildung und Entstehung der tierischen Gewebe besitzen, glauben dürfen, dass eine vollkommen homologe Bildung bei verschiedenen Tieren in total verschiedener Weise entstehen könne, dass absolut gleichwertige Gewebsformen bei verschiedenen Tieren eine völlig abweichende Abstammung haben können. Meinem Gefühl nach ist so etwas einfach unmöglich.

Ich hatte daher ursprünglich auch gar nicht das Bedürfnis, meine Untersuchungen auf andere Tierspecies auszudehnen. Da ich jedoch so unerwarteten Zweifeln begegnete und im letzten Sommer bei der Untersuchung der Ovarien einiger begatteter Kaninchen, deren Keimblasen ich für die Zwecke embryologischer Kurse und Vorlesungen konservierte, fand, dass am fünften Tage schon die Corpora lutea des Kaninchens völlig fertig gebildet sind, so benutzte ich die Gelegenheit, mir auch die Stadien der eigentlichen Bildung des Corpus luteum zu verschaffen, was mir recht vollständig, wenn auch mit einiger Mühe gelang.

Es würde nun vielleicht genügen, wenn ich hier erklärte, dass die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen in allen wesentlichen, ja selbst manchen ganz unwesentlichen Punkten ebenso erfolge wie bei der Maus. Indes hat doch die Bildung

des Corpus luteum beim Kaninchen, insbesondere wegen der erheblich viel grösseren Follikel manches Eigenartige, so dass ich glaube, im Sinne der meisten Fachgenossen zu handeln, wenn ich eine etwas ausführlichere Beschreibung folgen lasse und einige Hauptstadien abbilde.

Litteratur.

Ich habe in meiner früheren Arbeit (15) bereits ausführlich die gesamte Litteratur über das Corpus luteum der Säugetiere behandelt. Ich komme aber jetzt nochmals auf einige Punkte zurück und zwar nur auf die Angaben derjenigen Autoren, die befruchtete Eier des Kaninchens und einiger anderer Säugetiere untersuchten und dabei auf die geplatzten Follikel bezw. die in Bildung begriffenen Corpora lutea achteten, selbst wenn sie eine eingehendere Untersuchung denselben nicht zu teil werden liessen.

Barry (1) giebt 1839 eine, wenn auch nicht gerade schöne, so doch nicht ganz unrichtige Abbildung (Fig. 98) eines eben geplatzten Follikels eines Kaninchens.

Bischoff (3) giebt 1842 vom Kaninchen an, dass die Öffnung des geplatzten Follikels klein sei und von einem Kranz zarter Gefässe umgeben. Ferner beobachtete er auch, dass die Follikelflüssigkeit nicht ganz entfernt werde, sondern eine gallertige Masse zurückbleibe. Auch die in Umbildung zum Corpus luteum begriffenen Follikel enthalten noch Reste der ehemaligen Follikelflüssigkeit. Bischoff betont bekanntlich im Gegensatz zu C. E. v. Baer ausdrücklich die Abstammung des Corpus luteum vom Follikelepithel.

Auch beim Hund wird nach Bischoff (4) die Follikelflüssigkeit nicht völlig entleert. Frisch geöffnete Follikel (24 Stunden

nach der Begattung) enthalten noch fadenziehende Flüssigkeit. Die Corpora lutea bilden sich auch beim Hund sehr schnell und sind schon völlig fertig, wenn die Eier sich noch im Eileiter befinden.

Auch beim Meerschwein beobachtete Bischoff (5) die von zartem Gefässkranz umgebene Öffnung des frisch geplatzten Follikels. Blutergüsse fand er beim Meerschwein niemals (selten solche beim Hund, bei der Kuh und beim Kaninchen). Das Corpus luteum des Meerschweins bildet sich ungemein rasch. Nach der Geburt sollen nur noch Spuren vorhanden sein.

Vom Reh beschreibt Bischoff (6) einige in Bildung begriffene Corpora lutea als konische blutrote Hervorragungen an der Eierstocksoberfläche. Einigemale fand er Blutergüsse.

Reichert (13) bemerkt, dass das Corpus luteum des Meerschweinchens sich ungemein schnell bildet und fünf Tage nach dem Platzen des Follikels schon seine maximale Grösse von $1^1/_2$ m Durchmesser erreicht. Es ragt häufig kegelförmig über die Eierstocksoberfläche.

Pflüger (12) hat bei Hund, Katze und Kaninchen frische Corpora lutea gesehen, während die zugehörigen Eier noch im Eileiter waren, dieselben aber keiner genaueren Untersuchung unterzogen. Bekanntlich (siehe meine frühere Veröffentlichung pag. 275) hält er den Bluterguss für pathologisch. Pflüger giebt an, dass beim Kaninchen das Corpus luteum nach 3—4 Wochen zerfalle und seine Substanz mit dem umliegenden Stroma verschmelze. Nach 5—8 Tagen tritt die gelbe Farbe auf, die aber stets sehr schwach bleibt. Von einigen sonstigen Angaben erwähne ich nur die kurze Notiz, dass die Zellen der Membrana granulosa erst einige Tage nach dem Austritt der Eier ihre definitive Grösse erreichen. Pflüger leitet ja von diesen die „Luteinzellen" des Corpus luteum ab.

Weil (16), der ebenfalls frisch geplatzte Follikel und in Bildung begriffene Corpora lutea des Kaninchens sah (mikro-

skopische Untersuchung hatte nicht stattgefunden), beschreibt die „blutig verfärbte“ Austrittsöffnung der Eichen, die mit einer spitzen Hervorragung über die Eierstocksoberfläche sich erhebt.

Hensen (9) bestätigt die Angaben Bischoffs, dass an den frisch geplatzten Follikeln ein zarter Gefässkranz die Rissöffnung umgebe.

Diese spärlichen Angaben sind die einzigen aus der gesamten grossen Litteratur über das Corpus luteum, welche wirkliche Beobachtungen in Bildung begriffener Corpora lutea sind, die zum Teil auch lediglich auf der makroskopischen Betrachtung beruhen. Immerhin enthalten sie übrigens manche versteckte, bisher wahrscheinlich noch gar nicht beachtete, richtige Angabe.

Material und Methode.

Es wurde bei der Gewinnung des diesen Untersuchungen zu Grunde liegenden Materials im wesentlichen ebenso verfahren, wie ich es bei meinen Untersuchungen über das Corpus luteum der Maus gethan hatte, d. h. es wurde das Alter der Corpora lutea beziehungsweise das ihrer Bildungsstadien nach dem Alter der entleerten und befruchteten Eier bestimmt. Letztere wurden im Eileiter beziehungsweise Uterus aufgesucht, im frischen Zustand betrachtet und dann meist noch konserviert. Die Begattung der Kaninchen wurde von einem in diesem Punkte geübten Institutsdiener beobachtet; der Erfolg der Begattung, der leider häufig ausblieb, jedoch lediglich durch die Anwesenheit der befruchteten Eier konstatiert.

Nach Tötung der Tiere wurden die Ovarien herausgeschnitten und teils in Flemmingscher Lösung (mit schwachem Osmiumgehalt) teils in Pikrinsublimat (gleiche Teile gesättigter wässeriger

Pikrinsäure und Sublimatlösung) mit Eisessigzusatz konserviert. Gewöhnlich wurde so verfahren, dass von jedem Tier das eine Ovarium in die eine, das andere in die andere Konservierungsflüssigkeit gelangte.

Die Anwendung der Flemmingschen Flüssigkeit, mit der ich bei Mäuseeierstöcken stets glänzende Resultate erzielte, empfiehlt sich auch für das Kaninchenovarium. Nur ist es nötig wegen der stärkeren Grösse des Organs (namentlich alter Tiere) vom Hilus her tiefe Einschnitte in dasselbe zu machen. Unterlässt man das, so dringt die Flüssigkeit sehr ungleich ein und erreicht die inneren Schichten überhaupt erst nach langer Zeit, während sie durch die Einschnitte innerhalb weniger Stunden das ganze Organ durchtränkt. Da man reife Follikel sowohl wie in Bildung begriffene Corpora lutea mit blossem Auge erkennen kann, so ist es leicht, dieselben beim Anlegen der Einschnitte zu schonen. Die Dauer der Einwirkung der Flemmingschen Flüssigkeit betrug 24 Stunden.

Die Konservierung mit Pikrin-Sublimat, dem man vorteilhaft auf 50 ccm Flüssigkeit 1 ccm Eisessig zusetzt, steht der mit Flemmingscher Flüssigkeit in Bezug auf die Konservierung der einzelnen Elemente entschieden nach, leistet aber insofern mehr, als die weitere Verarbeitung insbesondere die Färbung der Objekte eine wesentlich leichtere ist.

Für die Konservierung in Pikrin-Sublimat braucht man die Ovarien nicht einzuschneiden, da die Flüssigkeit auch ohne solche in einigen Stunden ins Innere dringt. Die Einwirkungsdauer betrug 15—20 Stunden. Dann wurde mit destilliertem Wasser abgespült, mit 50%igem jodhaltigen, 70%igem jodhaltigen (mehrmals) und dann 90%igem Alkohol so lange behandelt, bis die gelbe Farbe der Pikrinsäure nicht mehr oder nur noch schwach sichtbar war, was recht lange dauert. Waren durch die Jodbehandlung die Sublimatniederschläge aus den

Eierstöcken noch nicht entfernt, so wurden die Schnitte noch mit Jodalkohol von der Färbung nachbehandelt.

Die Präparate vor Eierstöcken, die in Flemmingscher Lösung konserviert wurden, haben gegenüber Sublimat- etc. Präparaten den Vorzug, Fett durch den Osmiumgehalt der Lösung zu schwärzen und daher auch Vorgänge der fettigen Metamorphose der Zellen sehr deutlich zu machen, während sich wenigstens die Anfangsstadien eines solchen Prozesses bei Sublimatkonservierung der Beobachtung so gut wie völlig entziehen. Man muss aber natürlich bei der Einbettung resp. dem Auflösen des Paraffins oder der Aufhellung der Präparate die Anwendung von Ölen vermeiden, die osmiertes Fett lösen (Origanumöl, Terpentinöl etc.).

Für die mikroskopische Untersuchung wurden entweder die ganzen Ovarien in Serienschnitte zerlegt oder diejenigen Teile, welche in Bildung begriffene Corpora lutea oder geplatzte Follikel enthielten. Die Schnittdicke betrug stets 10 μ. Aufgeklebt wurde mit Eiweissglycerin und Wasser [1]).

---

[1]) Siehe meine frühere Veröffentlichung (14) pag. 25. Ich möchte mir erlauben, hier ein paar Worte über das Aufkleben mikroskopischer Schnitte folgen zu lassen. Die von mir seit mindestens 5 Jahren geübte Methode ist von Reincke vor einiger Zeit (Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie) als „japanische“ Aufklebemethode beschrieben worden, weil sie von einem Japaner angegeben wurde. Dagegen haben andere Autoren sich neuerdings wieder (Nusbaum, Anat. Anzg. Bd. XIII) sehr energisch für die Aufklebemethode mit destilliertem Wasser allein ausgesprochen, in der Weise, wie sie von M. Heidenhain angegeben worden ist. Diese Methode habe ich auch schätzen gelernt und ich halte sie ebenfalls für eine ebenso bequeme wie gute. Aber es giebt Fälle, in denen sie im Stiche lässt, was ich Nusbaum gegenüber betonen muss. Präparate aus Chromsäuregemischen, also auch solche aus Flemmingscher Lösung, kleben mit destilliertem Wasser allein schlecht; osmiertes Fett aber an Osmiumpräparaten (also auch solchen aus Flemmingscher Lösung) klebt mit destilliertem Wasser allein so gut wie gar nicht und verunreinigt leicht in sehr unliebsamer Weise die Präparate. Bestreicht man dagegen den Objektträger, der dazu nur mit dem Tuch gereinigt zu werden und nicht absolut fettfrei zu sein braucht, was auch ein Vorzug ist, mit einer ganz dünnen Schicht von Eiweissglycerin (das meist sehr schlecht hergestellt wird), so halten auch alle Schnitte von Chromsäure- und

Die Schnitte der mit Pikrin-Sublimat konservierten Präparate wurden mit Boehmerschem Hämatoxylin (verdünnte Lösung 24 Stunden) und dann mit Eosin gefärbt. Die Nachfärbung mit Eosin hat ausser anderen Vorzügen wegen der intensiv roten Färbung, die die farbigen Blutkörperchen dabei annehmen, den Wert, dass man die kleinen Hämorrhagien, welche beim Follikelsprung fast immer auftreten, leicht mit schwacher Vergrösserung schon erkennt. Überhaupt eigneten sich die so behandelten Präparate vortrefflich zu Übersichtspräparaten und wurden daher auch der Abbildung solcher zu Grunde gelegt.

Die mit Flemmingscher Lösung konservierten Präparate wurden ebenso gefärbt, wie ich das früher für die Maus angegeben habe (14, 15). Die Methode hat sich auch hier sehr gut bewährt.

Der nachfolgenden Darstellung liegen nun folgende neun Entwickelungsstadien des Corpus luteum zu Grunde, wobei ich gleich bemerke, dass ich in den späteren der hier zu besprechenden Stadien die Ovarien mehrerer erfolgreich begatteter Tiere zur Verfügung hatte und ebenso auch einige Zwischenstadien, die nicht von Wichtigkeit waren und deswegen nicht erst aufgezählt werden:

1. Die Ovarien eines sieben Stunden post coitum getöteten brünstigen Kaninchens, welche sprungreife Follikel enthielten [1].

Osmiumpräparaten ganz fest, sobald man dieselben durch Verdunstung des destillierten Wassers (bei 30 bis 35°) hat antrocknen lassen. Die Wasserschicht breitet sich auch auf Eiweissunterlage viel leichter aus als auf dem nackten Glase. Das Eiweiss in dünner Schicht färbt sich so gut wie mit keinem Farbstoff mit (höchstens etwas mit Rubin S. und dann nur an den Rändern des Paraffins, also wo es nicht stört).

[1]) Ein anderes Tier tötete ich 2 Stunden post coitum. Die Ovarien enthielten ebenfalls sehr grosse Follikel, deren Eizellen aber ein noch mit Kernmembran versehenes Keimbläschen zeigten. Innerhalb derselben sah man bereits Chromosomen der späteren Richtungsspindel. Ich halte auch diese Follikel für nahezu sprungreif; indes genügt die Betrachtung Eines Stadiums für diese Untersuchungen völlig; denn Differenzen in der Struktur der Follikel bestanden nicht.

2. Frisch geplatzte Follikel aus den Ovarien eines 14 Stunden post coitum getöteten Kaninchens. (Die Eier waren im Eileiter noch ungefurcht und zeigten die beiden Vorkerne).
3. Frisch geplatzte Follikel eines 23 1/2 Stunden post coitum getöteten Kaninchens. (Die Eier im Eileiter zeigten sämtlich die erste Furche).
4. In Bildung begriffene Corpora lutea eines 32 Stunden post coitum getöteten Kaninchens. (Die Eier im Eileiter zeigten zwei Furchen).
5. In Bildung begriffene Corpora lutea eines 42 Stunden post coitum getöteten Kaninchens. (Die Eier im Eileiter bestanden aus 8—16 Furchungssegmenten).
6. In Bildung begriffene Corpora lutea eines 52 Stunden post coitum getöteten Kaninchens. (Die Eier im Eileiter waren in ziemlich kleinzellige Segmente gefurcht.)
7. Der völligen Ausbildung nahe Corpora lutea eines 70 Stunden post coitum getöteten Kaninchens. (Die Eileiter im Endabschnitt des Eileiters waren stark durchgefurcht).
8. So gut wie ausgebildete Corpora lutea eines 96 Stunden post coitum getöteten Kaninchens. (Im Uterus fanden sich kleine freie Keimblasen).
9. Corpora lutea von acht Tagen Alter auf der Höhe ihrer Ausbildung. (Im Uterus „Keimblasen“ mit Primitivstreif).

Da ich im wesentlichen den Gang der Umbildung des geplatzten Follikels der Maus an einem viel reichlicheren Materiale, als es mir jetzt zur Verfügung steht, in meiner früheren, diesen Gegenstand betreffenden Arbeit im Zusammenhang auseinandergesetzt habe, so genügt es wohl, wenn ich hier die oben angeführten neun Stadien einzeln abhandle und erst am Schlusse einige allgemeine Bemerkungen anknüpfe.

I. Der sprungreife Follikel des Kaninchens.

Bei einem Kaninchen, das ich sieben Stunden nach der Begattung tötete, fand ich in den Ovarien grosse noch ungeplatzte Follikel, die ich nach dem, was ich unten auseinandersetzen werde, für sprungreife halte. Für die Sprungreife der Follikel ist meines Erachtens das Verhalten der Eizelle in erster Linie massgebend. Die Eizelle darf keinen ruhenden Kern mehr enthalten, sondern muss sich mindestens bereits in Vorbereitung zu einer Richtungsteilung befinden, wenn nicht bereits eine fertige Richtungsspindel enthalten. Ist das nicht der Fall, so berechtigt noch nichts — auch starke Grösse des Follikels nicht — dazu, denselben für sprungreif zu halten, da solche Follikel sich noch Tage lang vor der wirklichen Reife befinden können. Übrigens haben auch die sprungreifen Follikel anscheinend nicht immer dieselbe Grösse.

Andererseits ist nicht jeder Follikel, dessen Ei eine Richtungsspindel zeigt, beziehungsweise eine solche neben einem bereits gebildeten ersten Richtungskörper, ein sprungreifer oder vielmehr noch sprungfähiger Follikel. Es kann sich vor allem um atretische Follikel handeln, d. h. Follikel, die wohl gereift aber nicht geplatzt waren (s. darüb. u. a. auch meine frühere Veröffentlichung [14], pag. 57).

Solche Follikel sind beim Kaninchen leicht von normalreifen dadurch zu unterscheiden, dass das Epithel atretischer Follikel recht schnell durch Karyolyse zu Grunde geht, so dass man aus dem teilweisen oder gar fast völligen Mangel des Follikelepithels leicht diese Bildungen von den normalen unterscheiden kann. Ausserdem werden die atretischen Follikel durch Resorption der Follikelflüssigkeit recht bald kleiner als die normalen [1]).

---

[1]) Wenn Follikel einige Tage atretisch sind, ist das wandständige Epithel völlig zu Grunde gegangen (das des Discus hält sich länger) und der Follikel

An normalen, wirklich sprungreifen Follikeln, die übrigens vom Kaninchen bisher noch nicht beschrieben worden sind, zeigt das Epithel ebensowenig wie bei der Maus irgend welche Degenerationserscheinungen; im Gegenteil, es zeigt wie bei der Maus so auch beim Kaninchen noch — wenn auch spärliche — Mitosen. Dieselben sind unter den Zellen des Discus proligerus häufiger als unter den Zellen der Wandschicht.

Die fünf sprungreifen Follikel selbst, die ich beobachtete, waren grosse mächtige Blasen mit relativ dünner Wand und viel Follikelflüssigkeit (Fig. 1). Im Innern der Gebilde fanden sich die Eizellen meist näher der einen Wand zu gelegen mitunter aber auch nahezu im Centrum des Gebildes. Um jede Eizelle radiär herum gelegen findet man die Zellen des Discus proligerus. Die Eizelle samt den Discus ist durch Epithelbrücken mit dem wandständigen Epithel verbunden. Diese sind unter dem Namen der Retinacula bereits lange bekannt und u. a. schon von Barry (1) beschrieben und abgebildet worden. Erst beim Follikelsprung reissen diese Retinacula durch und das Ei mitsamt dem Discus wird frei. Ganz frei im Follikel liegende Eier findet man, scheint es, beim Kaninchen ebensowenig wie bei der Maus in normalen Follikeln, wohl aber in atretischen. Wenn das Ei der Follikelmitte nahe liegt, so sind die Retinacula natürlich sehr lang.

Das wandständige Epithel ist an der späteren Sprungstelle des Follikels relativ dünn und nur drei- bis höchstens vier-

wird von der inneren Thecaschicht begrenzt, die beim Kaninchen relativ dick ist und, wie unten gezeigt wird, eine entfernte Ähnlichkeit mit der Struktur des Corpus luteum hat. Wird nun die Follikelflüssigkeit resorbiert und schrumpft der Follikel, so wird die Wand, also insbesondere die innere Thecaschicht, zunächst relativ stärker. Die betreffenden Gebilde, die im Innern das allmählich zu Grunde gehende Ei enthalten, haben ein eigentümliches Aussehen und seitdem ich sie beim Kaninchen gesehen habe, begreife ich, dass Paladino (11) atretische Follikel als Corpora lutea spuria bezeichnet, denn eine gewisse allerdings äusserliche Ähnlichkeit lässt sich nicht leugnen.

schichtig, an anderen Stellen dagegen, namentlich der der Sprungstelle gegenüberliegenden, 8- und mehrschichtig. Die unterste Lage des wandständigen Epithels, welche gegen die Theca grenzt, ist niedrig cylindrisch und bildet eine fest geschlossene Schicht, die mit einer Art Basalmembran gegen die Theca hin zu enden scheint. Es handelt sich hier um eine Bildung, die unter dem Namen der Glashaut des Graafschen Follikels beschrieben worden ist. Bei der Maus fehlt eine solche Membran völlig, beim Kaninchen hat es den Anschein, als gäbe es eine allerdings sehr zarte derartige Bildung. Jedenfalls ist die Trennung der Theca und des Epithels beim Kaninchen eine schärfere als bei der Maus.

Die bindegewebige Hülle des Follikels, die Theca folliculi, besteht aus zwei nicht scharf von einander getrennten, aber immerhin in ihrem Aussehen doch nicht unwesentlich verschiedenen Schichten, der Theca interna und externa. Über die innere Schicht, der ja die meisten früheren Autoren eine so wesentliche Bedeutung für die Bildung des Corpus luteum zuschrieben, muss ich einige Worte hier bemerken. Sie zeigt am sprungreifen Follikel neben gewöhnlichen spindelförmigen Bindegewebszellen grosse mächtige Zellen, welche bei vielen Tieren um diese Zeit auch Fett enthalten, bei manchen anscheinend auch Lutein[1]). Beim Kaninchen, bei dem die Zellen grösser sind als bei der Maus, ist Fett jedenfalls nicht vorhanden. Die grossen Thecazellen gehören in die Kategorie jener grossen Bindegewebszellen, welche wir u. a. auch im Zwischengewebe des Eierstocks vieler Tiere, z. B. auch des Kaninchens finden. Die Zellen liegen in der inneren Thecaschicht des reifen Follikels in zwei- bis dreifacher Lage unregelmässig übereinandergeschichtet. Die oberste

[1]) Da das Lutein in Alkohol, Chloroform etc. löslich ist und ich frische Untersuchungen nicht angestellt habe, so kann ich über das Lutein des Kaninchens hier auch nichts aussagen.

1.

thc

E

r

r

zp

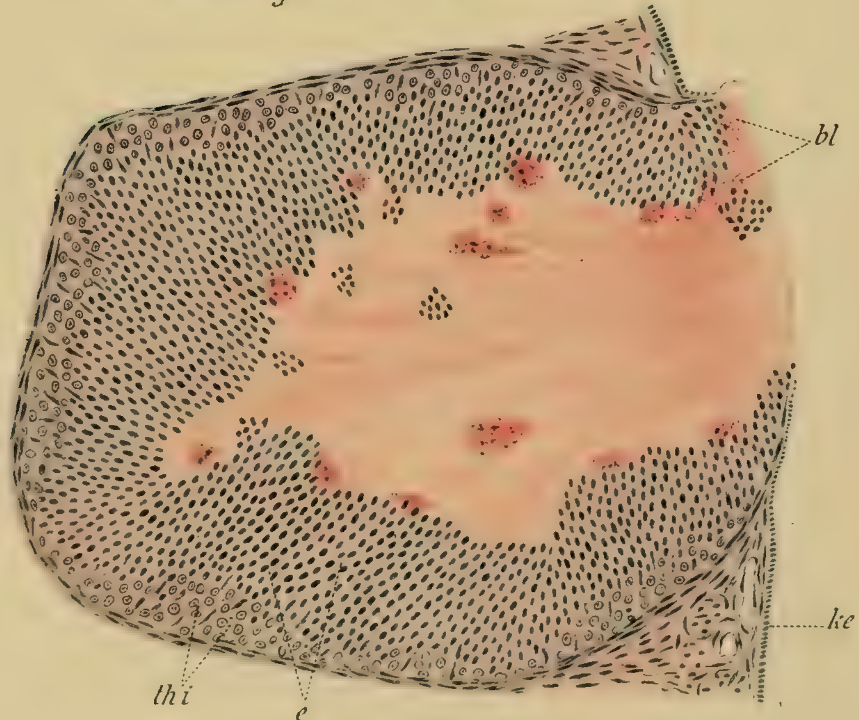
thi

g

g

e

4.





Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.

gegen das Epithel grenzende Lage nehmen diese Zellen übrigens nicht ein; sondern gerade hier finden sich kleinere Elemente, die den Übergang zu gewöhnlichen spindelförmigen Bindegewebszellen bilden, welche man auch zwischen den grossen Thecazellen findet. Überhaupt gehen beide Formen bindegewebiger Zellen, die sich in der Theca folliculi finden, durch mannigfache Zwischenformen unmittelbar in einander über.

Die innere Thecaschicht führt zugleich Blutgefässe und zwar ausser Kapillaren auch kleine Venen und kleinste Arterien.

Über die Follikelflüssigkeit ist wenig zu sagen. Sie besteht anscheinend aus einer leicht flüssigen Masse, die mit dem Ei zusammen beim Follikelsprung ausfliesst und aus einer mehr zähflüssigen Substanz, die im Follikel zurückbleibt.

Dagegen möchte ich bei der reifen Eizelle kurz verweilen und insbesondere einiges über die Richtungsspindeln mitteilen, da solche vom Kaninchen nur in atretischen Follikeln und auch nur gelegentlich beschrieben worden sind.

Das Ei des reifen Follikels ist von einer sehr dicken Zona pellucida ziemlich eng umgeben. Eine Streifung habe ich an derselben nicht wahrnehmen können. Mit Eisenhämatoxylin färbt dieselbe sich sehr intensiv dunkel. Der Zona sitzen die Zellen des Discus poligerus auf, die mit ihren Kernen relativ weit von der Membran abliegen, dagegen mit anscheinend verdichteten Abschnitten ihres Protoplasmas derselben eng anliegen. Das Protoplasma der Zellen scheint hier zu einer streifigen Masse zu konfluieren und auf diese Weise die Bildung der Zona pellucida zu bewerkstelligen (Fig. 12).

Die reife Eizelle selbst unterscheidet sich von der befruchteten Eizelle im Eileiter erstlich dadurch, dass sie der Zona pellucida sehr eng anliegt, zweitens dass sie noch sehr wenig Dotterbestandteile enthält; jedenfalls gar keine solchen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen[1]).

[1]) Auch das Ei der Maus verhält sich ähnlich. Erst unmittelbar oder

Vier Eier der fünf sprungreifen Follikel, die ich von dem sieben Stunden post coitum getöteten Kaninchen erhielt, zeigten Richtungsspindeln (der massgebende Schnitt des fünften Eies ging leider verloren) und zwar radiär gestellte. Dieselben hatten sehr viel Ähnlichkeit mit denen, die ich bei der Maus in ausserordentlich viel grösserer Zahl beobachtete, nur waren sie nicht unerheblich kleiner, erstlich absolut kleiner und zweitens besonders im Verhältnis zu der ungefähr doppelt so grossen Eizelle des Kaninchens; wie überhaupt die Eier des Kaninchens histologisch viel weniger günstige Objekte sind als die der Maus.

Sonst stimmt die Beschreibung der Richtungsspindeln, die ich für die Maus gegeben hatte, fast genau auch auf das Kaninchen. Die Spindel ist im wesentlichen eine ziemlich starke Centralspindel, an deren — mitunter stumpfen — Enden ich Centrosomen vermisse, obwohl ich solche bei zufälligerweise benachbarten Mitosen des Discus proligerus durch die von mir angewandte Methode ganz deutlich nachweisen konnte. Die Chromosomen der Kaninchenrichtungsspindeln sind ganz kurze Stäbchen. Sie liegen aber bei der relativen Kleinheit der Figur so dicht aufeinander, dass man keine ganz klare Vorstellung von ihrer Zahl gewinnen kann.

Nun fragt es sich, um welche Richtungsspindel es sich hier handelt. Der Form, Gestalt und Grösse nach stimmen die beobachteten Richtungsspindeln des Kaninchens mit der zweiten beziehungsweise der meist allein vorhandenen der Maus überein. Mit der viel seltener vorkommenden ersten Richtungsspindel der Maus haben sie gar keine Ähnlichkeit. Beim Kaninchen kommt es nun ebenfalls nicht selten, wenn auch wohl in der Minder-

---

während der Entleerung aus dem Follikel bildet es die wenigen Dotterbestandteile, die es enthält. Auch Eier anderer Tiere zeigen ein ganz ähnliches Verhalten; so besitzen die Eier des Amphioxus im Ovarium unmittelbar vor der Entleerung noch viel weniger Dotterbestandteile als ganz kurze Zeit nach der Entleerung.

zahl der Fälle zur Bildung nur Eines Richtungskörpers[1]). Und ich möchte auch die hier erörterte Beobachtung dahin rechnen. Die beobachteten Eier waren sicherlich völlig reif und der Follikel stand dicht vor dem Augenblick des Platzens. Das Tier war vor sieben Stunden begattet und hatte im Uterus zahlreiche in den Eileitern spärliche, lebhaft sich bewegende Spermatozoen. Da nach van Beneden (2) die Follikel beim Kaninchen gewöhnlich 7—8 Stunden nach der Begattung platzen, so wird die Annahme, dass es sich um ein Ei handelt, das nur Eine Richtungsspindel bildet, noch mehr gestützt; denn nach Angaben desselben Autors (2) gelangt der erste Richtungskörper des Kaninchens bereits im Ovarium zur Abstossung. Auch die Übereinstimmung in der Form mit den Richtungsspindeln der Maus spricht dafür.

Eine geringe Abweichung zwischen den beobachteten Richtungsspindeln des Kaninchens und denen der Maus wäre darin zu finden, dass die Richtungsspindeln des Kaninchens sämtlich radiär standen, während man die der Maus in diesem Stadium der Mitose stets tangential stehend findet. Die Drehung der Richtungsspindel erfolgt also, wenn sie beim Kaninchen ebenfalls vorkommt, woran ich nicht zweifle, wahrscheinlich sehr früh.

Stadium II. Der frisch geplatzte Follikel.

Ein Kaninchen, das ich 14 Stunden nach der Begattung tötete, lieferte mir eine grössere Anzahl frisch geplatzter Follikel. Die aus letzterem entleerten Eier fanden sich im Eileiter und zeigten sämtlich die beiden Vorkerne. Letztere hatten ungleiche Grösse, doch war der Grössenunterschied nicht

---

[1]) Näheres darüber siehe in meinem Referat: Reifung und Befruchtung des Wirbeltiereies, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte für 1895.

sehr erheblich. Die Eier waren von der dicken Zona pellucida umgeben, und es enthielten neben der Eizelle mindestens mehrere nur einen Richtungskörper. Auf der Zona sassen deutliche Reste des Discus proligerus; eine Eiweissschicht fehlte noch. Ich fand nur neun (befruchtete) Eier, dagegen (in beiden Ovarien zusammen) 12 geplatzte Follikel (5 + 7) bei dem ungewöhnlich grossen Tier. Drei Eier waren also anscheinend nicht befruchtet worden, über ihren Verbleib weiss ich nichts auszusagen.

Das Bild, welches nun die frisch geplatzten Follikel des Kaninchens geben, ist ein ganz eigentümliches und äusserst charakteristisches. Schon mit blossem Auge erkennt man auf der Oberfläche des Ovariums die Rissöffnung in Gestalt eines kleinen meist nur punktförmigen Loches, das bei Lupenbetrachtung deutlich eingekerbte unregelmässige Ränder zeigt. In der Öffnung steckt ein ziemlich tief ins Innere hineinragender, häufig auch über das Niveau der Eierstocksoberfläche hervorragender glasiger Propf. An den Rändern der Öffnung bemerkt man deutliche Blutflecken, die anscheinend von kleinen Extravasaten herrühren, und stark gefüllte feine venöse Gefässe auf der graurötlichen Wandschicht des geplatzten Follikels.

Untersucht man die beschriebenen Gebilde mikroskopisch auf Durchschnitten, so erhält man ein sehr klares Bild, wie es Fig. 2 und 3 zeigen. Der Follikel hat sich seines Eies und des grössten Teils der Follikelflüssigkeit entledigt und ist stark kollabiert. Dabei ist aber ein Teil — wahrscheinlich der zähflüssigere — des Liquor folliculi zurückgeblieben und füllt den sehr stark verkleinerten Hohlraum des geplatzten Follikels aus. Es ist das der durchsichtige glasige Propf, den man schon mit der Lupe deutlich in der Rissöffnung des Follikels erkennt.

Die Wand des Follikels selbst erscheint jetzt viel dicker als vor dem Augenblicke des Platzens, wo dieselbe natürlich stark gedehnt war. Durch das schnelle Kollabieren des Follikels tritt

auch ein Zusammenfallen der gedehnten Wandschichten ein. Insbesondere das Epithel erscheint jetzt viel mächtiger als früher. Wie das zustande kommt, ist leicht einzusehen. Man darf sich natürlich nicht vorstellen, dass die Epithelzellen des sprungreifen Follikels fest mit einander verbunden sind. Vielmehr sind dieselben gegeneinander verschiebbar und ebenso wie sie beim Anwachsen des Druckes im Follikelinnern in dünner Lage an der Wand sich ausbreiten, ebenso konfluieren sie wieder, wenn der Druck aufgehört hat, d. h. also nach dem Platzen des Follikels, zu einer relativ viel dickeren Schicht. Dass die Epithelzellen des Follikels gegeneinander verschieblich sind, geht u. a. auch daraus hervor, dass festere Kittsubstanzen, Epithelbrücken etc. zwischen ihnen fehlen.

Der Raum, den der geplatzte Follikel einnimmt, ist ausserordentlich viel kleiner als der des sprungreifen Follikels. Daraus erklärt sich das Missverhältnis, welches anscheinend zwischen der Dicke der Wandschicht des ungeplatzten und des geplatzten Follikels besteht. Wenn man Fig. 1 mit Fig. 2 vergleicht, so fällt es auf den ersten Blick auf, wie ungeheuer viel stärker insbesondere die Epithelschicht des geplatzten Follikels gegenüber dem ungeplatzten ist, so dass man im ersten Augenblick zweifeln könnte, ob es möglich sei, dass beide Gebilde in kürzester Zeit unmittelbar auseinander hervorgehen.

Man muss sich hier aber eben wieder vergegenwärtigen, was in der heutigen Schnittbildermikroskopie so häufig unterbleibt, dass man es doch mit Gebilden der dritten Dimension zu thun hat. Wenn man das berücksichtigt, so ergiebt eine oberflächliche Berechnung, dass der sprungreife Follikel wenigstens den acht- bis zehnfachen Raum eines geplatzten Follikels einnimmt. Von dieser Raummasse fällt nach dem Follikelsprung die grösste Menge der Follikelflüssigkeit und das Ei mit dem Discus proligerus fort. Beide zusammen machen ungefähr $^{9}/_{10}$ des Rauminhaltes aus. Die ganze feste Substanzmasse des ehe-

maligen Follikels — abgesehen vom Ei — und ein Teil des Liquor folliculi muss sich nun auf den übrig bleibenden geringen Teil des ehemaligen Follikelraumes verteilen. Dass dabei aber eine erhebliche Verdickung der Wandschichten erfolgen muss, ist selbstverständlich.

Entleert wird, wie gesagt, ausser der Follikelflüssigkeit das Ei mit dem Discus proligerus, d. h. mit zwei bis höchstens fünf umgebenden Zelllagen. Die Retinacula werden nicht mit ausgestossen, sondern bleiben im Follikel zurück. Hier können sie etwas verschiedenes Schicksal erleiden, je nachdem, ob das Ei mehr wandständig oder mehr central im Follikel lag. War ersteres der Fall, so legen sich die Retinacula und ihre Reste einfach dem wandständigen Epithel an und konfluieren mehr oder weniger fest mit diesem; im letzteren Falle dagegen werden die Retinacula oft vollständig vom wandständigen Epithel losgerissen und auch selbst mehrfach unterbrochen, so dass sie als einzelne Zellengruppen wie Inseln in dem zähflüssigen Rest der ehemaligen Follikelflüssigkeit häufig direkt in, ja vor der Öffnungsstelle des Follikels liegen. Kleinere solcher Gruppen findet man fast immer innerhalb des Liquorrestes. Diese Zellinseln werden uns in den späteren Stadien der Bildung des Corpus luteum noch lebhaft interessieren.

Ausser diesen Resten der Retinacula findet man im Liquorrest noch meist kleine Blutextravasate, namentlich in der Nähe der Rissöffnung. Es sind das die roten Flecken, die man dort schon mit der Lupe an der Oberfläche des Eierstockes sieht. Diese kleinen Blutungen entstehen natürlich durch das Anreissen kleiner Gefässe der Follikeltheca. Sie kommen in sehr variabler Form und Grösse vor, fehlen aber wohl niemals ganz. Auch in den oberflächlichen Schichten des Epithels, namentlich in der Nähe der Rissstelle findet man mitunter Blutkörperchen, die beim Kollabieren des Epithels zwischen die Epithelzellen eingeschlossen wurden.

Was das Epithel selbst betrifft, so findet sich dasselbe im frisch geplatzten Follikel in 10—15schichtiger Lage. Die Zellen haben stark längliche Form und sind seitlich gegeneinander abgeplattet, während sie am sprungreifen Follikel wenigstens in den oberen Lagen mehr in der entgegengesetzten Richtung komprimiert erscheinen, eine Erscheinung, die sich wesentlich auch aus den abgeänderten Druckverhältnissen erklärt. Die Epithelzellen des sprungsreifen Follikels sind ca. 10 μ lang, aber nur 4 μ breit, die Kerne 5—6 μ lang und $3^1/_2$—4 μ breit. Mitosen findet man auch jetzt noch mitunter im Epithel, aber doch sehr vereinzelt.

Die Grenzlinie des Epithels gegen die Theca ist nicht mehr so scharf wie beim ungeplatzten Follikel, woran wohl ebenfalls die Aufhebung des Druckes schuld ist. Stellenweis sieht man indes auch jetzt noch die glashautähnliche Grenzlinie (Fig. 2a).

Die Theca folliculi, insbesondere ihre innere Schicht zeigt nach dem Follikelsprung ähnliche Veränderungen wie das Epithel. Durch Verkleinerung des Follikelraumes wird auch sie relativ dicker, jedoch nicht in dem Masse wie das Epithel. Es erklärt sich letzterer Umstand daraus, dass an der stark verdünnten Sprungstelle des reifen Follikels die innere Thecaschicht so gut wie ganz fehlt, so dass nach dem Kollaps des Follikels die Theca nicht so an Stärke zunehmen kann als das Epithel, das auch an der Sprungstelle nicht ganz fehlt. Am geplatzten Follikel beträgt die Dicke der inneren Thecaschicht an der dicksten Stelle ungefähr ein Drittel von der des Epithels. Sie ist beim Kaninchen absolut und auch relativ etwas grösser als bei der Maus. Häufig ragt die innere Thecaschicht mit einer Ecke oder Spitze tiefer ins Epithel hinein, wie das in ähnlicher Weise am frisch geplatzten Follikel der Maus der Fall ist.

Die Zellen der inneren Thecaschicht ordnen sich zu zwei nicht scharf getrennten Lagen, von denen die äussere gegen die Theca externa grenzende jene oft beschriebene zwei- bis vier-

schichtige Lage grosser plasmareicher Zellen mit runden Kernen ist. In diesen Zellen findet man jetzt vereinzelte Mitosen. Zwischen ihnen liegen in unregelmässigen Abständen vereinzelte spindelförmige Bindegewebszellen. Gegen das Epithel hin findet man eine dünnere Lage der Theca, deren Zellen kleiner sind als die der obenerwähnten Hauptmasse der inneren Thecaschicht und anscheinend Übergangsformen zwischen den grossen Thecazellen und gewöhnlichen Bindegewebszellen darstellen. Diese Lage von Zellen ist höchstens eine zweischichtige (siehe Fig. 2a).

Zwischen den Zellen der Theca findet man ausser den Blutgefässen nicht gerade zahlreiche, meist mehrkernige Leukocyten.

Das Aussehen der mittleren Thecalage mit ihrer besonders beim Kaninchen grossen plasmareichen Zellen erinnert lebhaft an das Eierstockzwischengewebe des Kaninchens und dieses bekanntlich wiederum an das Aussehen und die Struktur der fertigen Corpora lutea. Diese Erscheinung, die sich in ähnlicher Weise auch bei manchen anderen Tieren zu finden scheint, bei anderen wie bei der Maus aber wegen der kleineren Thecazellen und des Mangels eines so grosszelligen Zwischengewebes fehlt, hat wohl die Veranlassung zu der leider auch jetzt noch verbreiteten falschen Auffassung gegeben, als seien beide Gewebsformationen identisch und die eine von der anderen unmittelbar herzuleiten[1]). Ich komme auf diesen Punkt am Schlusse noch zurück.

Die Bilder, welche die frisch geplatzten Follikel geben, können in Bezug auf die äussere Form recht wechselnde sein; man vergleiche Fig. 2 und 3, die aus demselben Eierstock stammen.

Stadium III. Geplatzter Follikel, 23½ Stunde post. coitum.

Ich wende mich jetzt zum dritten der hier zu besprechenden Stadien, von dem mir wiederum sehr viele Gebilde zu Ge-

[1]) Siehe auch die Anmerkung oben pag. 480/481.

bote standen, da auch dieses begattete Tier ein ungemein grosses und starkes war. Ich fand (bei vielleicht nicht ganz genauer Untersuchung) acht befruchtete Eier im Eileiter, die alle je zwei ziemlich gleich grosse Furchungskugeln zeigten. Jedenfalls die Mehrzahl — vielleicht alle — hatten zwei Richtungskörper. Um die Zona herum fand sich eine schwache Eiweisslage. Geplatzte Follikel wurden — in beiden Eierstöcken zusammen — 10 gezählt (4 + 6).

Die Bilder, welche letztere in diesem Stadium geben — die Follikel waren ungefähr vor 14—15 Stunden geplatzt — sind auf den ersten Blick denen der frisch geplatzten Follikel (14 Stunden post coïtum) sehr ähnlich. Auch jetzt findet man sehr mannigfache äussere Formen, so neben der der Fig. 4 auch solche, welche der Fig. 2 in ihrer Gestalt entsprechen würden. Der Umstand, dass die Gebilde in der Form variieren, dass sie bald breit kelchförmig, bald lang und schmal sind, hängt in erster Linie wohl von der Menge der zurückgebliebenen Follikelflüssigkeit ab, in zweiter jedenfalls von der Beschaffenheit des benachbarten Ovarialgewebes.

Äusserlich auf der Eierstocksoberfläche erscheinen die geplatzten Follikel dieses Stadiums noch fast genau so wie die 10 Stunden jüngeren. Man erkennt deutlich die eingekerbte Rissöffnung, den glasigen Pfropf im Innern, die kleinen Extravasate und den Gefässring in der Umgebung der Rissöffnung. Auch bei der mikroskopischen Betrachtung der Durchschnitte mit schwachen Vergrösserungen glaubt man im ersten Augenblicke dasselbe Bild zu erkennen wie im vorigen Stadium. Erst bei genauerem Zusehen bemerkt man, dass sich folgende Veränderungen vollzogen haben oder sich eigentlich jetzt erst vollziehen. Im Innern findet man wie früher den noch unverkleinerten Rest der Follikelflüssigkeit mit den Epithelinseln und Blutextravasaten. Das wandständige Epithel dagegen zeigt in der Gesamtheit wie im einzelnen einige Veränderungen. Zu-

nächst ist seine Grenze gegen die innere Thecaschicht unscharf geworden und stellenweise existiert eine solche überhaupt nicht mehr. Es haben an diesen Stellen bereits einige spindelförmige Bindegewebszellen die ehemals trennende Linie durchbrochen und ragen jetzt in die äusseren Schichten des Epithels hinein.

Die Epithelzellen selbst zeigen im allgemeinen dieselbe Form wie im vorigen Stadium, doch sind Zellen wie Kerne bereits entschieden etwas grösser geworden. Diese allerdings jetzt noch sehr geringe Vergrösserung der Epithelzellen erstreckt sich auch auf die der Inseln innerhalb des Liquor. Mitosen findet man im Epithel jetzt gar nicht mehr.

Anderer Art sind die Veränderungen, welche die Theca darbietet und zwar betreffen dieselben nur die innere Thecaschicht. Dieselbe ist erstlich absolut etwas schmäler geworden, vor allem aber relativ gegenüber dem Epithel, das ja an Dicke zugenommen hat. Letzteres erfolgt erstlich durch das Wachstum der Epithelzellen selbst, zweitens durch die in den Epithelbereich eingetretenen spindelförmigen Bindegewebszellen, die das Volumen der Epithelschicht natürlich etwas vermehren, das der Theca etwas vermindern müssen.

Die Struktur der letzteren zeigt nun insofern deutliche Abweichungen vom vorigen Stadium, als man ganz entschieden nicht mehr so viel grosse Thecazellen findet wie vordem. Auch sind die „grossen Zellen“ in diesem Stadium etwas kleiner als im vorigen, was wahrscheinlich durch unmittelbar vorhergegangene Teilung der Zellen bewirkt worden ist. Die Zellen zeigen nämlich jetzt auch viel reichlichere Mitosen als im vorhergehenden Stadium.

Noch stärkere Veränderungen als die mittlere grosszellige Thecaschicht zeigt die innerste Lage derselben, deren Elemente in kleinere und zugleich mehr spindelförmige Zellen umgebildet sind (vergl. Fig. 2a und 4a). Einzelne der letzteren durchbrechen, wie angegeben, bereits die Grenzlinie des Epithels und

zeigen mitunter, schon zwischen den Epithelzellen gelegen, ebenfalls mitotische Teilungen.

Zwischen den Zellen der Theca, sehr selten auch zwischen den äussersten Epithellagen, findet man einige Leukocyten.

Die Theca interna als solche ist also in diesem Stadium noch deutlich vorhanden, aber die Veränderungen, die sich an ihr vollzogen haben, die zwar noch nicht erheblich, aber doch bereits deutlich sind, verwischen schon die Ähnlichkeit dieser Follikelwandschicht mit dem Eierstockzwischengewebe oder gar dem Corpus luteum. Je mehr es also nach dem Platzen des Follikels zur Bildung des Corpus luteum kommt, desto mehr geht dieses einzige Merkmal, auf dem die früheren Hypothesen über die Entstehung des Corpus luteum sich stützten, verloren. Gerade das Epithel bleibt bestehen, die innere Thecaschicht aber geht allmählich als solche verloren, d. h. in dem Sinne, dass sie durch sie sich durch Teilung und nachfolgende Umwandlung ihrer Zellen zu anders gestalteten Elementen derselben Gewebsart für die neue Funktion vorbereitet, die sie im Corpus luteum als Ernährungs- und Stützsubstanz zu übernehmen hat.

Stadien, wie die oben beschriebenen, sind bereits von Bischoff (3 und 4) beim Kaninchen und Hund beobachtet und kurz skizziert worden.

Stadium IV. Beginn der Bildung des Corpus luteum. 32 Stunden post coitum.

Das nächste Umbildungsstadium des geplatzten Follikels, das ich erhalten konnte, stammte von einem 32 Stunden post coitum getöteten Kaninchen. In den Eileitern des relativ kleinen Tieres fand ich trotz sorgfältigen Suchens nur drei befruchtete Eier, die je vier Furchungssegmente und je einen Richtungskörper enthielten. Um die Zona pellucida herum lag eine deut-

liche aber noch nicht sehr dicke Eiweissschicht. In den Ovarien fand ich vier Corpora lutea.

Mit diesem Entwickelungsstadium beginnt der geplatzte Follikel sein Aussehen als solcher zu verlieren und tritt in einen Entwickelungszustand ein, den man schon als Anfangsstadium des Corpus luteum bezeichnen muss. Es ist zwar die Rissöffnung auf der Eierstocksoberfläche noch sichtbar, aber doch bereits deutlich verkleinert und glattrandig (leider war nur die Hälfte der beobachteten Gebilde dieses Stadiums ohne eine erhebliche Blutfüllung, so dass zum unmittelbaren Vergleich mit den Gebilden des vorigen Stadiums nur zwei Corpora lutea vorhanden waren). Der glasige Propf im Innern ist zwar auch jetzt noch vorhanden, jedoch deutlich verkleinert; auch ist er makroskopisch auf der Eierstocksoberfläche kaum noch zu entdecken.

Mehr noch zeigen die mikroskopischen Bilder (Fig. 6) Abweichungen vom vorigen Stadium. Zunächst ist die innere Thecaschicht ganz oder bis auf Reste verschwunden, d. h. in spindelzelliges Bindegewebe aufgelöst. Das Epithel mit den dazwischen gelegenen Bindegewebszellen nimmt also jetzt den ganzen Raum zwischen dem Liquorrest und der äusseren Thecaschicht ein. Die Epithelzellen[1]) selbst sind bereits deutlich vergrössert gegenüber dem zweiten Stadium und zwar betrifft die Vergrösserung Kern und Protoplasma. Mitosen im Epithel fehlen.

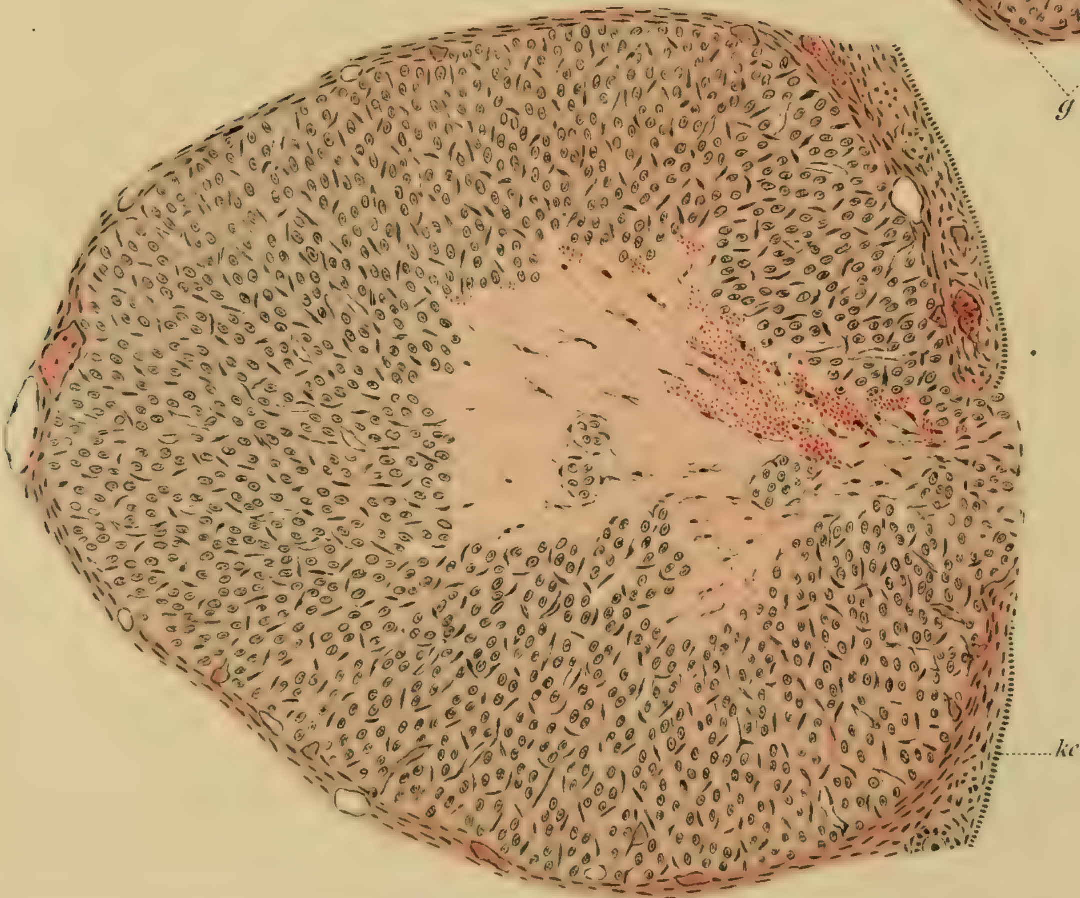
Zwischen den Epithelzellen findet man zahlreiche im allgemeinen radiäre spindelförmige Bindegewebszellen, die z. T. Mitosen zeigen, wenn auch jetzt noch nicht sehr zahlreiche.

Durch die Vermehrung des Bindegewebes, vor allem aber durch das Wachstum der Epithelzellen ist die Wandschicht des ehemaligen Follikels bereits jetzt nicht unerheblich verdickt, was

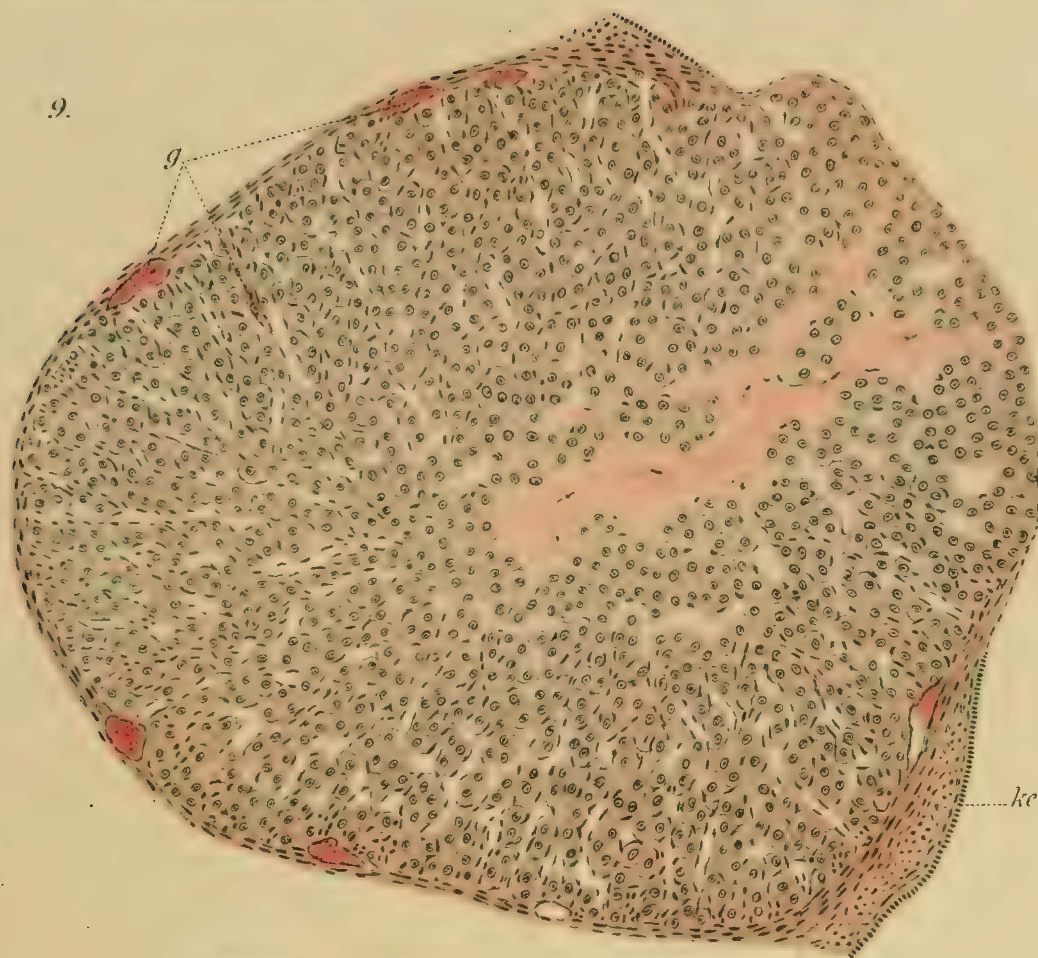
[1]) Die Vergrösserung der Epithelzellen erstreckt sich natürlich auch auf die Epithelinseln im Liquorrest.


6.
g
b
c

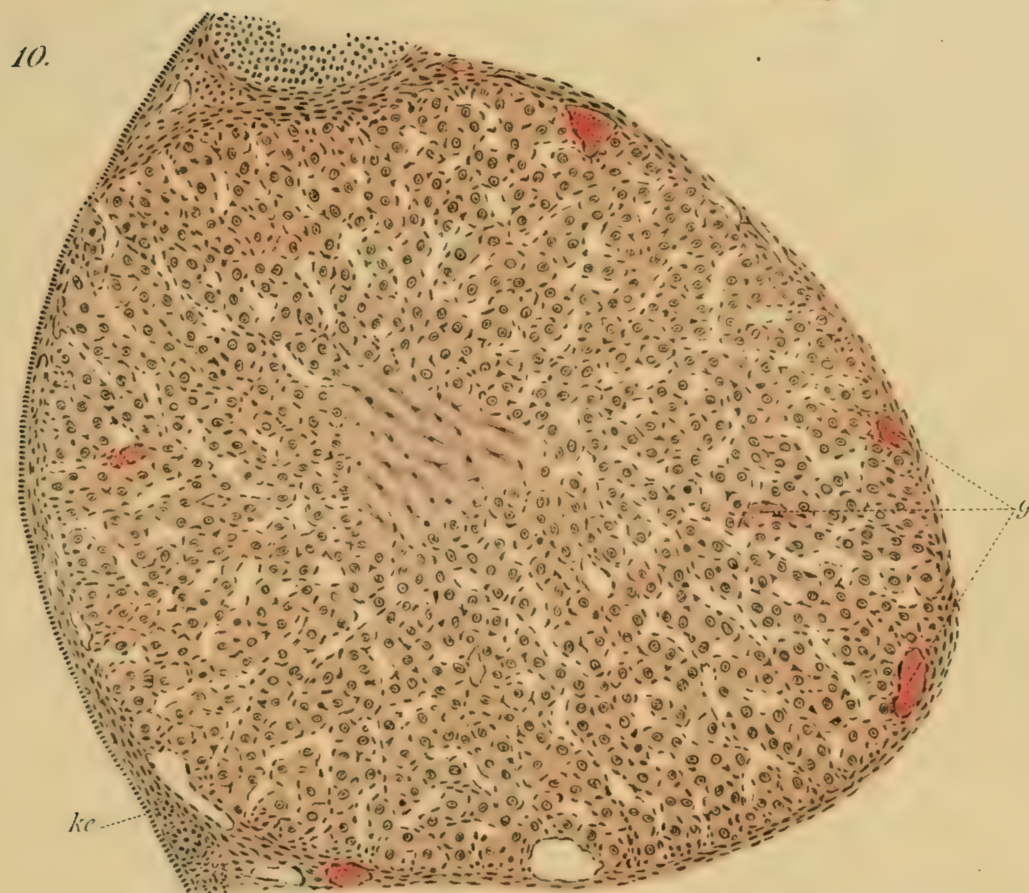

7.
kc
b
g


8.
kc

9.



10.



nn, Wiesbaden.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

auf Kosten des Liquorrestes sowohl wie auch durch Ausdehnung nach aussen hin sich bemerkbar macht.

Von der ehemaligen inneren Thecaschicht, insbesondere den grossen Zellen derselben ist jetzt so gut wie gar nichts mehr übrig, ausser den Blutgefässen, die nun zwischen Epithel und äusserer Thecaschicht liegen, und mitunter einigen Resten der Zellen; namentlich an den Basen jener vorhin beschriebenen, gegen das Epithel vorspringenden Zacken und Spitzen scheinen dieselben sich länger unverändert zu erhalten. Die übrige Masse der grossen Thecazellen ist wahrscheinlich durch Teilung der Zellen und nachfolgender Umwandlung in spindelförmige Bindegewebszellen in den Bereich des Epithels eingetreten, ein Vorgang, den ich in gleicher Weise, aber an einem viel vollständigeren Material bei der Bildung des Corpus luteum der Maus verfolgen konnte (vergl. Fig. 2a, 4a, 6a).

Ich möchte nun bei Gelegenheit dieses Stadiums auf einen anderen Punkt eingehen. Die Hälfte der von mir 32 Stunden post coitum beobachteten Corpora lutea — es waren im ganzen bloss vier — zeigte eine ziemlich starke Füllung mit Blut. Ich habe bereits in meiner früheren Arbeit über das Corpus luteum der Maus diesen Punkt genau ausgeführt und auch angegeben, was in der Litteratur darüber verzeichnet ist (pag. 273 ff.). Ich halte auch jetzt daran fest, dass beim Platzen der Follikel des Kaninchens gewöhnlich nur kleine Gefässe angerissen werden, die nur geringe Blutungen verursachen, dass mitunter aber durch Läsion eines grösseren Gefässes eine erhebliche Blutung stattfinden könne, eine Blutung, die den ehemaligen Follikelraum zum grossen Teil oder völlig mit Blut erfüllt.

Diese Blutungen sind beim Kaninchen entschieden noch viel seltener als bei der Maus, sie sind aber andererseits auch nicht zu bestreiten, wie das Pflüger (12) u. a. auch für das Kaninchen gethan hat. Ich kann gegen diese Anschauung nur dasselbe vorbringen, was ich bereits gesagt habe, dass man Blut-

extravasate in den jungen gelben Körpern findet, in denen die Veränderungen des Blutes genau dem Alter der Gebilde entsprechen, d. h. dass die Blutung nur im Augenblicke des Follikelsprungs oder bald nachher erfolgt sein kann.

Allerdings sind die Blutungen beim Kaninchen so selten, dass man wohl viel Material untersuchen kann, ohne auf eine solche zu stossen.

Die mit Blut gefüllten Corpora lutea sind von Anfang an grösser als die unblutigen und zeigen stets verklebte Rissöffnungen, die als solche aber noch zu erkennen sind. Fig. 5 zeigt ein typisches Bild eines ziemlich stark mit Blut gefüllten Corpus luteum von 32 Stunden post coitum. Das wahrscheinlich bald oder sofort nach Öffnung des Follikels eintretende Blut erfüllt das Follikelinnere und verhindert das Kollabieren der Wand. Die Epithellage bleibt dann auch dünn wie an ungeplatzten Follikeln. Ein wenig Blut tritt mitunter auch aus der Rissstelle heraus und gelangt wohl eher in die Tube als ins Cavum peritonei. Im Inhalt ersterer findet man mitunter auch Blutkörperchen neben den Eiern.

Bei den mit Blut gefüllten „gelben Körpern“ von 32 Stunden Alter (post coitum) fand sich die ehemalige Follikelhöhle mit einem Blutgerinnsel erfüllt. Eine grosse Anzahl der roten Blutkörperchen war noch wohl erhalten, ein anderer bereits aufgelöst. Der Follikelraum war durchsetzt von einem dichten Fibrinnetz, in dessen Maschen die noch erhaltenen roten Blutkörperchen lagen, sowie die farblosen Zellen, die sich auch da fanden, wo die farbigen bereits aufgelöst waren.

Die Veränderungen der Follikelwand erfolgen nach erfolgtem Bluterguss ebenso wie ohne solchen, nur sind sie wegen der erheblicheren Dünne der Wand gewöhnlich nicht so deutlich. Dasselbe ist bei der Maus der Fall, wenn Blutergüsse in die geplatzten Follikel erfolgen.

Ich bemerke hier noch, dass es nach starkem Bluterguss in die geplatzten Follikel vorkommen kann, dass das Ei im Follikel zurückbleibt. Ich habe bei der Maus mehrere — übrigens unblutige — in Ausbildung begriffene Corpora lutea gesehen, in denen das Ei sich noch betand. Beim Kaninchen habe ich das auch einmal an einem blutigen Corpus luteum dieses Stadiums gesehen. Man kann nur hier an zweierlei denken: erstlich das schnell einströmende Blut hat das Ei am Austritt verhindert oder es handelt sich um einen völlig gereiften zweieiigen Follikel, der ein Ei entleert hatte, das andere nicht. Zweieiige Follikel kennt wohl jeder, der das Kaninchenovarium untersucht hat. Diese Follikel erlangen hier jedenfalls ziemlich erhebliche Grösse, ob sie sprungreif werden können, weiss ich nicht. Sollten sie es werden, so lässt sich leicht denken, dass der Druck beim Platzen des Follikels nur das der Sprungstelle näher liegende Ei entleert, das andere nicht. Man würde dann aber wohl mitunter auch unblutig geplatzte Follikel mit zurückgebliebenem Ei finden. Zur Entscheidung einer solchen Frage gehört jedenfalls ein sehr reiches Material.

Diese blutgefüllten Corpora lutea mit zurückgebliebenem Ei, deren Wandschicht ja zunächst relativ dünn bleibt, sind vielleicht die blutgefüllten Graafschen Follikel, die Pflüger und Bischoff bei begatteten Kaninchen gesehen haben[1]. denn in den

---

[1]) Noch einen andern Punkt muss ich erwähnen, obwohl ich in Betreff desselben nach meinem Material bisher nicht so klar sehe, wie nötig wäre. Es scheinen nämlich thatsächlich auch Blutungen in Follikel vorzukommen, aber in atretische, deren Epithel (namentlich das wandständige) bereits zu Grunde gegangen ist. Die Blutung erfolgt wahrscheinlich aus den geplatzten Gefässen eines benachbarten normal geöffneten Follikels. Der Bluterguss wird dann aussen von der noch erhaltenen inneren Thecasschicht begrenzt, die, stark gedehnt, kaum von der stark gedehnten Wandschicht eines jungen Corpus luteum zu unterscheiden ist (s. oben pag. 480 die Anmerkung). Bisher habe ich nur zwei solche Gebilde gesehen, die mir wegen Mangels einer erkennbaren Rissöffnung den Verdacht erweckten, den obengenannten Ursprung zu haben. Indess, wie gesagt, ich kann in dieser Beziehung nichts Bestimmtes

Anfangsstadien der Corpus luteum-Bildung ist eine Unterscheidung natürlich schwer, obwohl das von mir beobachtete zurückgebliebene Ei losgerissen und des Discusepithels z. T. entkleidet im Bluterguss nahe der Rissstelle frei lag.

Stadium V. Corpus luteum 42 Stunden post coitum.

Das folgende Stadium, das ich beobachtete, war 10 Stunden älter als das vorige. In den Eileitern des Tieres, das 42 Stunden nach der erfolgreichen Begattung getötet wurde, fand ich sechs Eier, die in 8—16 Furchungssegmente geteilt waren und alle zwei Richtungskörper hatten. Um die Zona pellucida herum fand sich eine deutliche dicke Eiweissschicht, die erst in diesem Stadium ihre volle Ausbildung erreicht hatte. Eins der sieben Corpora lutea, die ich in den Eierstöcken fand, zeigte ziemlich starke Blutfüllung, die anderen waren unblutig.

Das Entwickelungsstadium des gelben Körpers, das ich bei diesem Tier erhielt, reiht sich unmittelbar an das vorige an. Die Mündung des ehemaligen Follikels ist nur noch auf mikroskopischen Durchschnitten deutlich zu erkennen; makroskopisch sieht man dieselbe kaum noch. Dagegen machte das ganze Gebilde jetzt bereits eine Prominenz auf der Eierstocksoberfläche namentlich ragte die Stelle der ehemaligen Follikelöffnung in den meisten Fällen konisch hervor.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Durchschnitte (Fig. 7) gewahrt man im wesentlichen den Fortgang des im vorigen Stadium angebahnten Zustandes. Es hat eine weitere

aussagen. Das eine Gebilde hatte bereits fast völlig resorbiertes Blut und die Theca erschien auffällig dick (das Epithel war bis auf Zellen des discus proligerus zu Grunde gegangen), da die ehemalige Follikelhöhle bereits verkleinert war (s. oben pag. 480 die Anmerkung). Auch schien es fast, als ob die Thecazellen vielleicht durch die Blutresorption noch gewachsen wären. Hier war eine Verwechslung mit einem Corpus luteum sehr leicht möglich.

Vergrösserung der Epithelzellen stattgefunden und zwar des Kerns sowohl wie namentlich des Protoplasmas. Die innere Thecaschicht ist völlig aufgelöst; dagegen findet man durch die ganze Dicke des Epithels verteilt spindelförmige Bindegewebszellen, die jetzt ziemlich viel Mitosen zeigen. Die meisten Zellen liegen radiär, einzelne jedoch bereits schräg. Da, wo diese Bindegewebszellen mit der allein noch übrigen äusseren Thecaschicht zusammenhängen, scheinen jetzt Gefässsprossen von den Gefässen der ehemaligen inneren Thecaschicht, die ja persistieren, zwischen die Bindegewebszellen und mit diesen zwischen die Epithelzellen hineinzuwachsen. Natürlich ist es schwer, wenn nicht unmöglich, Gefässsprossen von den spindelförmigen Bindegewebszellen zu unterscheiden.

Durch das Wachstum der Epithelzellen tritt natürlich eine weitere nicht unerhebliche Vergrösserung des jungen Corpus luteum ein, welche einerseits zur allmählichen Verdrängung des Liquorrestes führt, andererseits zur Ausdehnung des Corpus luteum nach aussen.

Die Rissstelle der ehemaligen Follikelwand wird jetzt allmählich vom Keimepithel überzogen und dadurch oberflächlich verschlossen.

Noch einiges ist über den Inhalt des jungen Corpora lutea dieses Stadiums zu sagen, d. h. über den Liquorrest und die darin enthaltenen kleinen Extravasate und Epithelinseln. Der Rest der Follikelflüssigkeit wird, wie bereits angegeben, allmählich resorbiert; die roten Blutkörperchen der Extravasate werden nach und nach aufgelöst, so dass das Fibringerüst mit den Leukocyten zurückbleibt. Letztere nun wandeln sich zu sternförmigen Bindegewebszellen um, die nach Resorption des gesamten Liquorrestes und Resorption resp. Organisation der Fibringerinnsel später noch im Innern der Corpora lutea einen bindegewebigen Kern bilden.

Was nun die von den durchrissenen Retinaculis herrührenden Epithelinseln betrifft (das Präparat, dem Fig. 7 entnommen ist, zeigte auf den Mittelschnitt zufälligerweise keine solchen), so nehmen deren Zellen in gleicher Weise wie die des wandständigen Epithels an der Vergrösserung teil. Dagegen fehlen zwischen ihnen spindelförmige Bindegewebszellen, so dass wir also hier das rein hypertrophische Epithel vor uns haben.

Stadium VI. Corpus lutea 52 Stunden post coitum.

In den Eileitern eines 52 Stunden post coitum getöteten Kaninchens wurden fünf Eier mit bereits ziemlich kleinen Furchungssegmenten gefunden (die Zahl betrug zwischen 32 und 64), die ausser der Zona pellucida von einer dicken Eiweissschicht umgeben waren. Es enthielten wahrscheinlich alle Eier je zwei Richtungskörper, was jedoch bei der Kleinheit der Furchungselemente nicht sicher zu unterscheiden war[1]. Es ist möglich, dass die Zahl der Eier grösser war und einige beim Aufschneiden der Tube verloren gingen oder verletzt wurden. Bekanntlich sind die Eier des Kaninchens zur Zeit der vollen Ausbildung der Eiweissschicht bereits mit blossem Auge und sehr leicht mit der Lupe in den Falten des Eileiters aufzufinden.

In den Ovarien wurden sieben Corpora lutea gefunden. Dieselben erscheinen, makroskopisch betrachtet, jetzt als graurote Prominenzen auf der Eierstocksoberfläche, an denen man wieder fast konstant am Ort des ehemaligen Follikelrisses eine häufig blutigrote stärkere Hervorragung sieht. Derartige Bildungen haben schon Bischoff (6) vom Reh und Weil (16) vom Kaninchen beschrieben.

---

[1]) Die Eier wurden nur in toto betrachtet und nicht nach dem Konservieren nicht geschnitten. Sonst hätte man wohl leicht die Richtungskörper deutlich unterscheiden können.

Die Durchschnitte der Corpora lutea (Fig. 8) dieses Stadiums liefern nun Bilder, welche zeigen, dass die Bildungen um diese Zeit von ihrer Umgestaltung zur definitiven Form und Struktur des ausgebildeten Corpus luteum nicht mehr weit entfernt sind, dass aber andererseits dieselben Prozesse, die früher bereits angebahnt waren, in gleicher Weise ihren Fortgang nehmen. Die Vergrösserung der Epithelzellen macht weitere Fortschritte (insbesondere wird das Protoplasma betroffen); vor allem aber findet jetzt durch reichliche mitotische Teilung eine erhebliche Vermehrung der zwischen dem Epithel gelegenen Bindegewebszellen statt. Letztere zeigen nur noch zum kleinen Teil radiäre Verlaufsrichtung, die meisten liegen bereits schräg und auch quer zwischen den Epithelzellen; auf diese Weise grenzen sie kleine Epithelbezirke ab.

Zwischen den Bindegewebszellen, namentlich in den peripherischen Teilen des Corpus luteum findet man jetzt bereits deutliche Gefässe, sämtlich von kapillarem Bau zum grossen Teil schon bluthaltend. Dieselben nehmen, wie schon angegeben, ihren Ursprung natürlich von den Gefässen der ehemaligen inneren Thecaschicht, die zwischen Epithel und Theca externa erhalten bleiben und sich allmählich zu vergrössern scheinen, so dass man hier beim ausgebildeten Corpus luteum viel grössere Gefässe findet als beim frisch geplatzten Follikel.

Die Corpora lutea dieses Stadiums besitzen stets noch einen Hohlraum mit den Resten der noch nicht völlig resorbierten Follikelflüssigkeit. Hier findet man jetzt sternförmige Bindegewebszellen und Überreste kleinerer Blutextravasate, deren rote Blutkörperchen zwar meist schon aufgelöst sind, deren Farbstoff aber die Umgebung blutrot färbte, namentlich die ebenfalls in dem Liquorrest fast konstant zu findenden Epithelinseln. Dieselben wurden insbesondere häufig an, in und sogar vor der ehemaligen Rissöffnung angetroffen, und sie bewirken hier die makroskopisch wahrnehmbaren, blutig gefärbten, stärkeren Pro-

minenzen auf der Eierstocksoberfläche. Sie sind auch jetzt noch rein hypertrophische Epithelmassen, nur werden sie zum Teil bereits von Bindegewebszellen des Liquorrestes äusserlich umhüllt. Letztere gehen im wesentlichen aus den Leukocyten der Blutergüsse hervor, zum Teil wohl auch aus Leukocyten, die durch das Epithel gewandert sind, wie das bei der Maus in sehr erheblich viel stärkerem Grade zu beobachten ist.

Die Rissöffnung als solche ist jetzt auch noch zu erkennen, jedoch ist sie meist vom Keimepithel überzogen. Auch erscheint sie wegen der in ihr gelegenen Epithelinseln, welche sie ganz verstopfen, makroskopisch nicht mehr als Öffnung. Übrigens ist das Corpus luteum dieses Entwickelungsstadiums bereits mehrfach so gross als der frisch geplatzte Follikel, dagegen noch kleiner als der ungeplatzte.

Das hier kurz skizzierte Entwickelungsstadium des Corpus luteum des Kaninchens ist die Zeit der regsten Vermehrung der zwischen dem Epithel gelegenen, aus der ehemaligen innern Thecaschicht hervorgegangenen Bindegewebszellen. Man findet jetzt ausserordentlich viel Mitosen und zwar solche in ziemlich allen Richtungen nicht bloss in vorwiegend radiärer wie bisher. Auch sind die Bindegewebszellen zugleich durch die ganze Dicke der Epithelschicht gleichmässig verteilt. Hand in Hand geht mit der Bindegewebswucherung die Ausbildung der Gefässe innerhalb der ehemals gefässlosen Epithelschicht des Follikels. Beides erfolgt auch um dieselbe Zeit in ganz ähnlicher Weise bei der Maus (vergl. Fig. 12 und 12a, Taf. XVII meiner früheren Abhandlung).

Nun finde ich aber hier beim Kaninchen eine Abweichung, allerdings eine nur sehr geringe und auch nur in diesem Stadium. Es finden sich nämlich mitunter vereinzelte Mitosen, die nicht Bindegewebszellen anzugehören scheinen, sondern Epithelzellen. Dieselben sind recht selten und man findet auf einem Durchschnitt neben 50 und mehr Bindegewebsmitosen, meist nur eine,

häufig sogar gar keine solche, die den Eindruck einer epithelialen Mitose macht. Ein einziges Mal in allen Präparaten dieses Stadiums habe ich zwei solcher nebeneinander gesehen (Fig. 8a). Dass diese Mitosen Epithelzellen angehören, ist nicht über allen Zweifel erhaben, scheint mir aber doch sehr wahrscheinlich.

Nun habe ich diese Erscheinung nur in dem eben beschriebenen Stadium beobachtet und weder vorher noch nachher jemals eine Mitose im Epithel gefunden. Ob es sich hier um einen Zufall handelt, da die betreffenden Präparate ja sämtlich von demselben Tier stammten, oder ob wirklich regelmässig zur Zeit, wo die massenhafte Bindegewebsvermehrung stattfindet, auch eine oder die andere Epithelzelle durch die reichliche Nahrungszufuhr zur Teilung angeregt wird, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls sind die spärlichen Befunde in diesem einen Stadium von untergeordneter Bedeutung. Es darf trotzdem gesagt werden, dass die Bildung des Corpus luteum ohne Vermehrung der Epithelzellen durch ein reines Wachstum derselben erfolgt, was auch daraus hervorgeht, dass die Zahl der Zellen des ausgebildeten Corpus luteum nicht grösser ist als die des geplatzten Follikels (wobei Differenzen von ein oder einigen hundert Zellen auf individuelle Schwankungen nach der einen wie nach der anderen Richtung hin, zurückzuführen sind).

Stadium VII. Corpus luteum 70 Stunden post coitum.

Die Eier, welche ich den Eileitern eines 70 Stunden post coitum getöteten Kaninchens entnahm, fanden sich in den Endabschnitten der letzteren und waren bereits sehr kleinzellig gefurcht. Leider wurden die Eier nur flüchtig in frischem Zustand untersucht und gingen während der Konservierung durch Unvorsichtigkeit verloren. Ich kann daher über dieselben, insbesondere über die Zahl der Richtungskörper nichts aussagen.

Ich fand nur vier Eier; da aber die Präparation der Eier sehr schnell vorgenommen wurde, sind wahrscheinlich mehrere Eier nicht aufgefunden worden, denn die Zahl der Corpora lutea in beiden Ovarien betrug sieben. Letztere hatten makroskopisch ein sehr charakteristisches Aussehen und waren mit blossem Auge sehr deutlich zu erkennen. Sie zeigten sämtlich an der Stelle der ehemaligen Follikelrissöffnung eine starke, spitze, häufig sogar pilzförmige Prominenz, die meist blutig gefärbt erschien. Die Bildungen ähnelten also denen von 52 Stunden post coitum von mir und den von einigen anderen Autoren früher beobachteten.

Bei der mikroskopischen Untersuchung (Fig. 9) erschienen die Corpora lutea von 70 Stunden schon fast in ihrer definitiven Gestalt und Struktur. Der Liquorrest war an den meisten Präparaten zwar noch vorhanden, aber sehr stark verkleinert. Seinen ehemaligen Raum nehmen jetzt im wesentlichen die stark vergrösserten Epithelzellen der ehemaligen Retinacula ein. Dieselben — sie waren in allen Präparaten dieses Stadiums sehr reichlich vorhanden — bilden auch die zapfen- oder pilzartigen Hervorragungen, die man makroskopisch schon wahrnahm. Sie sind hier in der Öffnungsstelle des Follikels absolut frei von dazwischengelegenen Bindegewebszellen, während die im Innern des Liquorrestes gelegenen Zellgruppen wenigstens aussen von stern- oder spindelförmigen Bindegewebszellen umgeben werden.

Die isoliert gelegenen Epithelzellen haben ebenso wie die wandständigen jetzt bereits sehr erheblich an Grösse zugenommen. Gegenüber dem vorigen Stadium hat jedoch lediglich eine Vergrösserung des Zellplasmas, nicht mehr der Kerne stattgefunden. Letztere hatten bereits 52 Stunden post coitum ihre definitive Grösse erreicht.

Die Vergrösserung der Zellen dieser ganz isoliert liegenden Epithelinseln in oder gar vor der Follikelöffnung, also an einer Stelle, wo vorher absolut kein anderes Gewebe lag als jene ver-

sprengten Epithelzellen der ehemaligen Retinacula und auch kein anderes Gewebe hingelangen konnte, giebt einen ganz untrüglichen Anhaltspunkt — selbst bei Mangel der vorhin beschriebenen Zwischenstadien — für die Abstammung der das Corpus luteum zusammensetzenden „Luteinzellen" aus dem Epithel des ehemaligen Follikels. Eine andere Gewebsform kann hier ja gar nicht in Frage kommen, namentlich wenn man Verhältnisse berücksichtigt, wie die der beigefügten Textfigur.

Die Fig. 9 Taf. XLV stammt von einem Präparat, das einen nur schwach hervorragenden Epithelpropf hatte. Es kommen



nun aber auch solche vor, wie die Textfigur eins zeigt, wo ursprünglich eine grössere Menge von Epithelzellen in einem von Anfang an stark hervorragenden Liquorpropf lag, so ungefähr wie es der frisch geplatzte Follikel der Fig. 2 Taf. XLIII zeigt; wenn nun die Bildung des Corpus luteum beginnt, so vergrössern sich in gleicher Weise wie die Zellen des wandständigen Epithels auch diese Epithelzellen, die dann zur Vergrösserung des ehemaligen Liquorpropfes ausserhalb des Niveaus der Ovarialoberfläche beitragen können. Jedenfalls erzeugen sie allmählich hier einen starken soliden Zellpropf, der, wenn er besonders weit hervorragt, sogar durch den Druck der ziemlich eng anliegenden

Ovarialkapsel oder der Fimbrienenden etwas breit gedrückt werden kann und die Pilzform der beigegebenen Figur erhält.

Von eventuellen Blutergüssen sind jetzt nur noch spärliche Reste vorhanden, indem die roten Blutkörperchen bereits völlig aufgelöst sind. Die Leukocyten haben sich sämtlich zu sternförmigen fixen Bindegewebszellen umgebildet.

Was nun die Wandschicht, des Corpus luteum in diesem Stadium betrifft, so ist über dieselbe nicht viel Neues zu sagen. Die Epithelzellen zeigen niemals Mitosen und werden — im Gegensatz zu den Epithelinseln im Rest der Follikelflüssigkeit — durch die allenthalben verteilten Bindegewebszellen und Kapillaren in kleine Gruppen geteilt. Die Bindegewebszellen zeigen noch Mitosen, aber nicht entfernt mehr so viel wie im vorigen Stadium.

Stadium VIII. Corpus luteum 96 Stunden post coitum.

Ich beschreibe hier ein Stadium der Corpus luteum-Bildung von vier Tagen post coitum. Das Corpus luteum hat um diese Zeit seine definitive Struktur völlig, seine definitive Grösse wenigstens fast völlig erreicht.

Ich beobachtete sieben Corpora lutea dieses Stadiums. Die diesen zugehörigen Eier fanden sich im Uterus (ich fand — wahrscheinlich wegen ungeeigneten Verfahrens beim Aufsuchen — nur zwei) und besassen bereits eine deutliche exzentrische Keimhöhle. Leider erlitten sie bei der Konservierung dasselbe Schicksal, wie die 70 Stunden alten Eier, mit denen sie zusammen konserviert werden.

Die Gebilde machten graurote flache Prominenzen auf der Eierstocksoberfläche, ohne dass man die Rissöffnung oder eine besonders scharfe Hervorragung an ihrer Stelle erkennen konnte.

Die mikroskopische Untersuchung (Fig. 10) ergab gegenüber dem vorigen Stadium ein stärkeres Wachstum der Epithelzellen aber wiederum lediglich ihres Protoplasmas. Zugleich macht sich, was im vorigen Stadium noch nicht deutlich war, eine vorzugsweise radiäre Anordnung der Epithelzellen und ebenso der dazwischen gelegenen Kapillaren bemerkbar. Sonst sind keine nennenswerten Veränderungen eingetreten. Nur kommt es vor, dass bereits jetzt die ehemalige Rissstelle des Follikels völlig geschlossen ist, wie in dem Fig. 10 Taf. XLV abgebildeten Corpus luteum von 96 Stunden. In anderen desselben Stadiums war die Rissstelle jedoch noch deutlich zu erkennen. Auch zeigten sie zum Teil erheblich stärkere Grösse, wie überhaupt individuelle Schwankungen innerhalb nicht ganz unerheblicher Grenzen vorkommen können.

Letzteres erklärt sich sehr leicht. Schon die reifen Follikel sind nicht gleich gross und, worauf es allein ankommt, die Epithelmenge ist nicht immer absolut gleich gross. Nun kann kein Platzen des Follikels mit dem Ei von dem umgebenden Epithel (Discus proligerus und zum Teil auch Retinacula) viel oder wenig mit entleert werden, was immerhin ein Plus oder Minus von einigen bis mehreren hundert Epithelzellen ausmacht. Es kann ja das Ei mit wenigen Zellen des Discus proligerus entleert werden, oder es kann auch einen Teil der Retinacula mitreissen. Beim Kaninchen stehen mir keine genügenden Beobachtungen zu Gebote; bei frisch befruchteten Eiern fand ich ziemlich wenig anhaftende Epithelzellen, frühere Autoren haben aber auch solche mit einer ganzen Menge umliegender Zellen abgebildet. Bei der Maus, wo ich eine reiche Erfahrung in diesem Punkte habe, kann die Masse der mit dem Ei entleerten Epithelien wohl um das zehnfache verschieden sein.

Da nun die Epithelzellen sich bis zur völligen Ausbildung des Corpus luteum um mindestens das 25 fache ihres Volums vergrössern, so macht das auch bei 100 Epithelzellen mehr oder

weniger schon eine messbare Raummasse aus. Thatsächlich findet man ja auch bei demselben Tier sowohl wie bei verschiedenen Corpora lutea desselben Entwickelungszustandes von verschiedener Grösse. Das in Fig. 10 Taf. XLV abgebildete war das kleinste des Stadiums, das ich beobachtete.

Im Innern der Corpora lutea von 96 Stunden Alter fand sich ein bindegewebiger Kern von sternförmigen Zellen, wie er in gleicher Weise bei der Maus fast konstant vorkommt.

Stadium IX. Corpus luteum von 8 Tagen Alter.

Ich beschreibe zum Schluss noch ein völlig ausgebildetes Stadium eines Corpus luteum auf der Höhe seiner Entwickelung und zwar gehe ich von einem solchen von acht Tagen Alter aus. Dasselbe Entwickelungsstadium — es handelt sich zuletzt nur noch um eine weitere Hypertrophie der Epithelzellen — wird bereits gegen Ende des fünften Tages erreicht. Mir standen die Ovarien dreier acht Tage vor dem Tode erfolgreich begatteter Tiere[1]) zur Verfügung, die insgesamt 18 Corpora lutea hatten.

Fig. 11 stellt eines der grössten Corpora lutea von acht Tagen Alter dar, das ich beobachtete. Es zeigt auch jetzt noch in Form eines kleinen mit den letzten Resten der ehemaligen Follikelflüssigkeit erfüllten Spaltes die frühere Rissstelle des Follikels[2]). Ebenso findet sich noch eine mit spärlichen sternförmigen Bindegewebszellen, Resten der Follikelflüssigkeit und Gefässen erfüllte Höhlung im Innern des Gebildes. Hier kann

[1]) Die betreffenden Eier hatten Primitivstreif mit Kopffortsatz und Mesodermhof.

[2]) Nicht alle Corpora lutea dieses Stadiums, die untersucht worden, zeigten noch die Rissöffnung. An einigen war sogar keine Spur mehr davon zu erkennen.

man übrigens auch jetzt noch die aus den ehemaligen Retinaculis hervorgegangenen, nun bereits sehr stark vergrösserten Epithelinseln erkennen, die mit dem übrigen ursprünglich wandständigen Epithel nur lose zusammenhängen, obwohl letzteres durch das starke Wachstum fast den ganzen Raum, der diese Epithelinseln in früheren Stadien von ihm trennte, für sich in Anspruch genommen hat.

Die Epithelien des achttägigen Corpus luteum bilden im allgemeinen radiäre, miteinander anastomosierende kettenartige Stränge, zwischen denen man zahlreiche Kapillaren findet. Spindelförmige Bindegewebszellen, die allenthalben im Epithel verteilt sind, grenzen, wie das in früheren Stadien schon beschrieben worden ist, einzelne Epithelgruppen ab. Eine Veränderung der Struktur des ganzen Gebildes hat also nicht mehr stattgefunden; dagegen haben die Epithelzellen selbst noch etwas an Grösse zugenommen und zeigen jetzt gegenüber dem Epithel des sprungreifen Follikels geradezu eine enorme Vergrösserung. Sie messen bei ungefähr kubischer Gestalt 36—40 μ; die Kerne sind meist rund und haben einen Durchmesser von 12 μ. Das Protoplasma dieser Zellen färbt sich intensiv mit Plasmafarbstoffen wie Eosin und hat diese Eigenschaft gemeinsam mit den grossen Bindegewebszellen des Ovarialzwischengewebes, so dass man namentlich an mit Eosin tingierten Präparaten aus Sublimat oder Sublimatgemischen beide schwer voneinander unterscheiden kann. Dagegen nimmt das Plasma der Epithelien des Corpus luteum bei Konservierung mit Flemmingscher Flüssigkeit eine gleichmässig dunkle Färbung an, die sich durch Eisenhämatoxylinfärbung noch vermehrt, während die Zwischengewebszellen relativ hell bleiben. Auch erscheint das Protoplasma der Epithelzellen des Corpus luteum sehr feinkörnig, das der Zwischengewebszellen in Gestalt eines relativ groben Netzwerkes. An solchen Präparaten sind beide Zellformen meist sehr gut voneinander zu unterscheiden, so ähnlich sie auch bei anderer

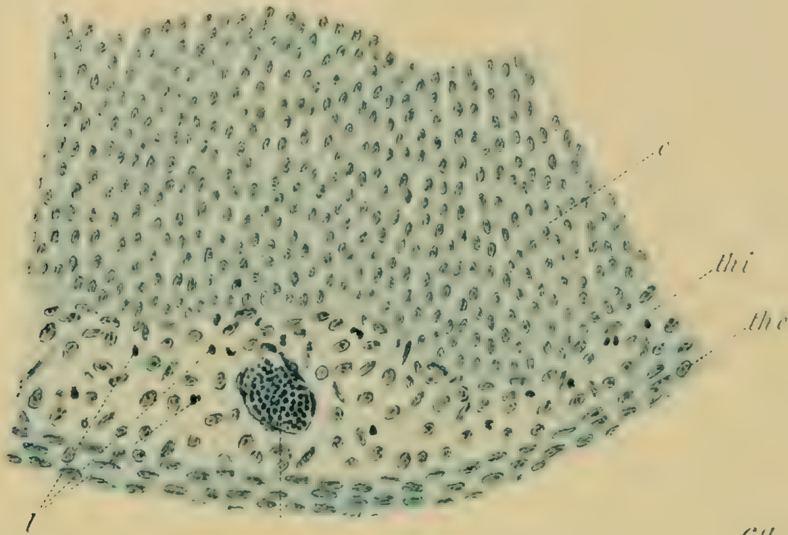
Präparationsweise aussehen. Im letzteren Falle lehrt eben im wesentlichen die Art der Entstehung beider Zellen, dass sie nichts miteinander gemein haben. Dass sie beide ähnliche Gestalt erhalten, vor allem die enorme Grösse, liegt wohl an ähnlichen Funktionen, die sie erfüllen sollen, indem sie zu einer Art Polsterbildung im Ovarium beizutragen scheinen.

In dem fertigen Corpus luteum stammen also die sog. Luteinzellen von dem ursprünglichen Follikelepithel ab und zwar sind sie aus diesen im wesentlichen durch einfache Hypertrophie (vielleicht auch in ganz geringem Grade durch Hyperplasie — siehe oben pag. 503) hervorgegangen. Die zwischen ihnen liegenden Bindegewebszellen stammen in letzter Linie von den Zellen der inneren Thecaschicht. Die äussere Thecaschicht des ehemaligen Follikels bleibt bestehen und bildet auch später noch die eigentliche Umhüllung des Corpus luteum.

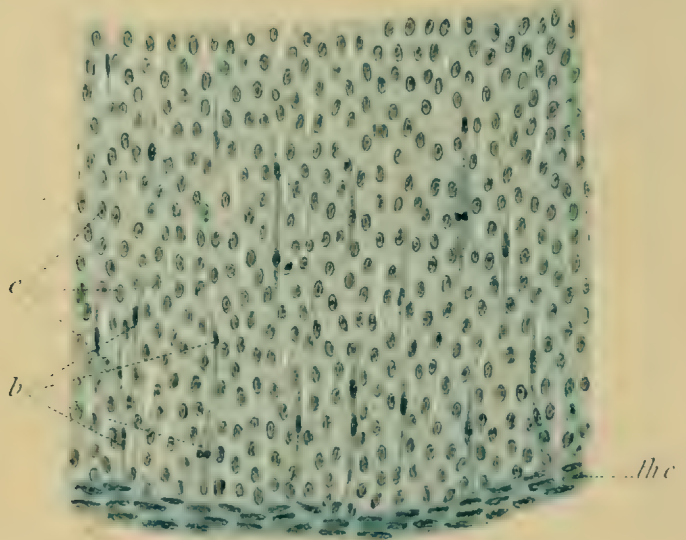
Die Gefässe des Corpus luteum nehmen ihren Ursprung von den Gefässen der inneren Thecaschicht des Follikels. Die grössten Stämme, kleine Venen und kleinste Arterien, liegen an der inneren Seite der äusseren Thecaschicht; im Inneren der Wand des Corpus luteum findet man gewöhnlich nur Kapillaren, darunter allerdings häufig solche von grosser Weite. Nur in den äussersten Schichten nahe der Theca liegen mitunter Gefässe von mehr als kapillarem Bau, namentlich ganz kleine Venen. Solche findet man auch im Innern des Gebildes, in dem bindegewebigen Kern, der in gleicher Weise auch anderen Tieren zukommt und der aus dem Rest der Follikelflüssigkeit und den Blutergüssen hervorgegangen ist. Die Gefässe in demselben sind durchaus nicht konstant, ebenso wie auch seine Ausdehnung eine sehr wechselnde sein kann.

Die Bindegewebszellen, welche den Kern im Innern der Corpora lutea zusammensetzen, gehen im wesentlichen aus den Leukocyten der kleineren Blutergüsse hervor; in Fällen, wo

2.a



6.a



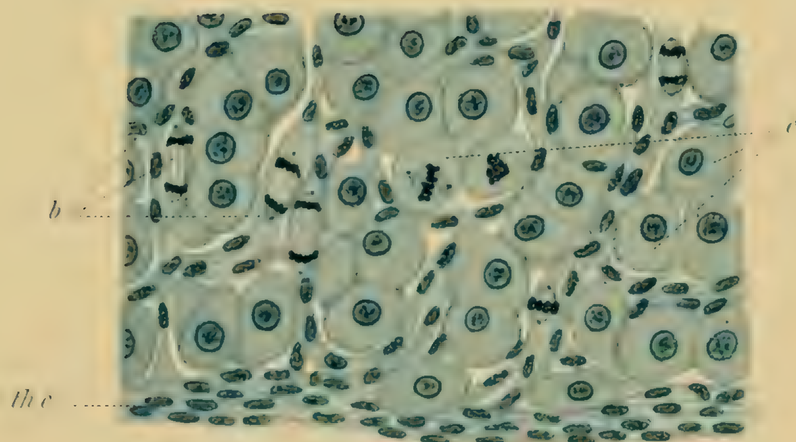
4.a



12.

zp

8a



diese fehlen[1]), auch wohl aus Leukocyten, welche durch das Epithel hindurch wandern. Letzteres erfolgt regelmässig und in viel ausgedehnterem Masse bei der Maus.

Das Corpus luteum des Kaninchens erreicht wohl immer stärkere Grösse als der sprungreife Follikel, obwohl die Grösse beider Gebilde ja Schwankungen unterliegt. Die doppelte Grösse des reifen Follikels erreicht das Corpus luteum des Kaninchens wohl nie völlig, dagegen ist es häufig gut um die Hälfte grösser. Die Vergrösserung der einzelnen Epithelzellen dagegen beträgt ungefähr das 30fache. Denn mehr als die 10fache Raumvermehrung des Epithels ist bereits nötig, um die Follikelflüssigkeit durch Epithelmasse zu ersetzen.

Die Farbe des ausgebildeten Corpus luteum ist eine nur schwach gelbe, wie schon Pflüger (12) bemerkt. Über das Lutein der Zellen vermag ich wegen Mangels frischer Untersuchungen nichts anzugeben. Fettkörnchen findet man mitunter schon in den Epithelien des Corpus luteum von fünf Tagen Alter.

Einiges über das Schicksal der Corpora lutea des Kaninchens.

Ich will den Punkt, was aus den Corpora lutea des Kaninchens wird, hier nur ganz kurz berühren. Bei der Maus blieben die Corpora lutea meist zeitlebens bestehen. Beim Kaninchen ist das nicht der Fall. Nach Pflüger (12) sollen sie sich 3—4 Wochen lang erhalten und dann mit dem Eierstocksstroma verschmelzen. Das kann ich nicht bestätigen. Eine Anzahl der von mir zu

[1]) Ob es Fälle giebt, wo gar keine Blutungen stattfinden, weiss ich nicht. Ich habe in allen von mir beobachteten Fällen kleine Blutungen bemerkt, wenn auch manchmal sehr kleine.

dieser Untersuchung benutzten Kaninchen hatte vorher geworfen. Bei diesen Tieren fand ich noch die Corpora lutea der letzten Gravidität, aber bereits im Zustande einer starken regressiven Metamorphose und zum Teil bereits stark geschrumpft. Bei der Rückbildung scheint Fettmetamorphose der Epithelien die Hauptrolle zu spielen, während das bindegewebige Gerüst persistiert, schrumpft und sich zu Narbengewebe umbildet. Die (äussere) Theca bleibt dabei übrigens bestehen und von einem Konfluieren mit dem Eierstocksstroma konnte ich nichts wahrnehmen. Ebensowenig gehen von den Resten der gelben Körper Eineubildungen aus, wie das auch behauptet worden ist. Hier liegt wohl eine Verwechslung mit dem grosszelligen Eierstockszwischengewebe vor, in dem man junge Follikel und abgeschnürte Ureier häufig findet.

Kürzlich hatte ich Gelegenheit, die Ovarien eines ganz hochträchtigen Meerschweines zu untersuchen, das unmittelbar vor dem Geburtsakt stand. Die Ovarien zeigten die noch wohl erhaltene Corpora lutea, an denen noch keine Spur von Rückbildung wahrzunehmen war, während Bischoff (5) angiebt, dass bei diesem zur Zeit der Geburt nur noch schwache Spuren vom Corpus luteum übrig sein sollen.

Schlussbetrachtungen.

Ich glaube im Vorangehenden an einem geeigneten und auch genügend reichlichen Material nachgewiesen zu haben, dass beim Kaninchen die Bildung des Corpus luteum genau so erfolgt wie bei der Maus, d. h. dass nach dem Follikelsprung das Epithel des geplatzten Follikels sich durch starke Hypertrophie seiner Zellen zum Epithel des Corpus luteum umbildet (Lutein-

zellen der Autoren[1]). Dass dabei eine Bindegewebswucherung und Gefässbildung erfolgt, ist nicht wunderbar. Im Gegenteil, es wäre wohl ein Ding der Unmöglichkeit, dass die Zellen der so rapid bis auf die mehrfache Dicke der Schicht anwachsenden Epithelmasse die genügende Nahrungszufuhr erhielten, wenn sie dieselbe von den entfernten Blutgefässen der Theca entnehmen müsste oder wenigstens, dass die riesigen Zellmassen des Corpus luteum sich dauernd ohne Gefässe erhalten könnten.

Dass die Ausbildung beginnen und einen relativ recht hohen Grad erreichen kann, ehe Gefässe auftreten, geht aus dem oben gesagten und aus meiner Darstellung für das Corpus luteum der Maus hervor, denn die Gefässbildung erfolgt ja erst, wenn die Vergrösserung der Zellen bereits voll im Gange ist.

Die Verhältnisse der Bildung des Corpus luteum liegen beim Kaninchen im allgemeinen ebenso klar wie bei der Maus. Klarer bei letzterer insofern vielleicht, als die specifischen Gewebselemente des Corpus luteum mit keinem anderen Gewebe des Eierstocks Ähnlichkeit haben, während beim Kaninchen die grosse Ähnlichkeit der Epithelzellen des Corpus luteum mit den Zellen des Eierstockzwischengewebes und den Zellen der inneren Thecaschicht des reifen Follikels Anlass zu Verwechslungen geben kann, die namentlich durch pathologische Bildungen, wie atretische Follikel mit zu Grunde gegangenem Epithel etc. (siehe oben pag. 480 und 497, Anm.), noch vermehrt werden. Indes die Untersuchung der wirklichen Entwickelung des Corpus luteum schafft auch hier völlige Klarheit. Auch besteht keine Spur von Ähnlichkeit zwischen den Thecazellen und den sich bildenden „Luteinzellen“ (—52 Stunden post coitum).

Ich sehe nun, dass meine Untersuchungen über das Corpus luteum der Maus einige Autoren zu der Bemerkung veranlasst

[1]) Ich möchte den Namen Luteinzellen vermeiden, da Lutein auch in anderen Zellen des Eierstockes vorzukommen scheint.

haben, als sei meine Darstellung der Bildung des Corpus luteum nicht so abweichend von den Hypothesen früherer Autoren, indem ich dem Bindegewebe doch eine ganz respektable Rolle bei der Bildung des Corpus luteum zugeschrieben hätte. Ich muss einen solchen Vermittelungsversuch aber ganz energisch zurückweisen. Zwischen meiner Auffassung, die ich einzig und allein für die richtige halten kann, und der der meisten anderen Autoren, insbesondere der zuerst von K. E. v. Baer geäusserten Hypothese, dass die „Luteinzellen" des gelben Körpers von den Zellen der inneren Thecaschicht herzuleiten seien, giebt es keine Vermittelung. Beide Anschauungsweisen sind grundverschieden. Gerade für diejenigen Zellen, für deren Herkunft von Bindegewebszellen die früheren Autoren Anhaltspunkte zu haben glaubten, habe ich nachgewiesen, dass sie epithelial sind und nichts anderes vorstellen als das vergrösserte Follikelepithel. Diese Zellen sind ja auch, wie auch frühere Autoren annahmen, der charakteristische Bestandteil des Corpus luteum. Das Bindegewebe zwischen ihnen und die Gefässe dienen eben als Stützsubstanz und zur Ernährung. Jedes epitheliale Organ mit Ausnahme der Linse des Auges enthält ja doch Bindegewebe und Gefässe. Und letztere spielen eben im Corpus luteum gegenüber den Epithelzellen dieselbe Rolle wie Bindegewebe und Blutgefässe in der Niere, in der Leber etc. gegenüber dem secernierenden Epithel. Genau so verhalten sich ja selbst pathologische, epitheliale Bildungen wie die Carcinome.

Ich halte, nachdem ich nun den gleichen Vorgang beim Kaninchen zu untersuchen Gelegenheit hatte, nicht bloss an meiner früheren Darstellung, sondern auch an meiner früheren Auffassung des Vorganges fest: Das Corpus luteum ist eine epitheliale Bildung.

Es entspricht meine Auffassung, wie schon mehrfach bemerkt, der von Bischoff (3—6) und Pflüger (12) angegebenen Entstehungsweise des Corpus luteum. Diese beiden Autoren

sind die einzigen gewesen, welche in Bildung begriffene Corpora lutea gesehen und auch, wenn auch nur flüchtig und mit zum Teil ungenügenden Hülfsmitteln, untersucht haben. Beide haben keinen Augenblick daran gezweifelt trotz der vorher von autoritativer Seite geäusserten abweichenden Ansichten, die Abstammung des Corpus luteum vom Follikelepithel zu behaupten. Alle anderen Autoren, denen wir die grosse Masse der Litteratur über das Corpus luteum verdanken, haben gar keine in Bildung begriffene, sondern nur fertig gebildete Corpora lutea gesehen, wie ich nochmals ausdrücklich hervorheben muss. Zufällige Form- und Grössenverschiedenheiten, wie sie auch bei der Maus und beim Kaninchen an den ausgebildeten gelben Körpern zu beobachten sind, haben einige Autoren für verschiedene Entwickelungsstadien gehalten, andere haben überhaupt geglaubt, aus den fertigen Gebilden Rückschlüsse auf ihre Entstehungsart machen zu können. Hier haben dann auch pathologische Bildungen wie namentlich atretische Follikel mit zu Grunde gegangenem Epithel (siehe oben pag. 480 u. 497, Anm.) die Verwirrung noch vermehrt.

Die Bildung des Corpus luteum geht nämlich bei allen Tieren sehr schnell vor sich; bei der Maus in vier Tagen, beim Kaninchen in knapp fünf Tagen; beim Meerschwein hat nach Reichert (13) das Corpus luteum am fünften Tage bereits seine maximale Grösse, beim Hund nach Bischoff (4), wenn die Eier noch im Eileiter sind. Dass bei anderen Tieren nun derselbe Vorgang länger oder wenigstens erheblich länger dauern sollte, ist nicht anzunehmen, denn dann würde ja die Bildung des Corpus luteum seinen Hauptzweck verfehlen. Als solchen wird man ja wohl sicher den ansehen können und müssen, für den durch das Platzen des Follikels verloren gegangenen Raum schnell Ersatz zu schaffen und die Lücke im Ovarium und damit die zur Ernährung des Organs notwendige Spannung wiederherzustellen.

Was speziell den Menschen betrifft, so sind ja die jüngsten bekannten Embryonen schon ungefähr 14 Tage alt; von diesen hat man aber nicht einmal die Ovarien erhalten. Die jüngsten, von denen die Ovarien der Mutter allenfalls in die Hände des Untersuchers gelangt sein können, waren gegen vier Wochen alt. Ein Prozess, der beim Kaninchen, Meerschwein, der Maus, dem Hund, nach höchstens 5—6 Tagen vollendet ist, kann doch wohl beim Menschen nicht noch nach vier Wochen in seinen Anfangsstadien sein. Wir werden überhaupt wohl so leicht nicht in die Lage kommen, die Bildung des Corpus luteum beim Menschen zu untersuchen, die sich wohl wie bei Tieren während der Furchung des Eies abspielen wird. Man muss die Eier natürlich vorweisen können, wenn man über das Alter des Corpus luteum etwas aussagen will. Anders angestellte „Beobachtungen“ haben selbstverständlich keinen Wert. Ebenso beurteile ich auch Angaben und Abbildungen von z. B. acht Tagen alten gelben Körpern, die man in der älteren Litteratur ab und zu antrifft.

Nun habe ich nachgewiesen, dass in allen wesentlichen Punkten die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen ebenso verläuft wie bei der Maus. Beide Tiere gehören zwar zu den Nagern, sind aber in ihrer Entwickelung wie im Bau ihres Eierstockes recht von einander verschieden, so dass sie in gewissem Sinne immerhin Extreme darstellen.

Ausserdem ist kürzlich die Abstammung des Corpus luteum vom Follikelepithel bei Selachiern, Amphibien und Vögeln durch Giacomini (7—8) nachgewiesen worden, eine Thatsache, die früher schon zum Teil von Mingazzini (10) für die Reptilien festgestellt war.

Bei den meisten Wirbeltierklassen sowie für zwei Säugetiergattungen ist der Nachweis also jetzt geführt. Dem gegenüber stehen nur pure Vermutungen und rein hypothetische Annahmen. Für welche Auffassungsweise man sich unter solchen Umständen entscheiden muss, ist mir keinen Augenblick zweifel-

haft. Ich hoffe mit dieser Veröffentlichung genug gethan zu haben, um eine weit verbreitete verkehrte Ansicht aus der Welt zu schaffen.

Vergleichung der Vorgänge bei der Bildung des Corpus luteum der Maus und des Kaninchens.

So prinzipiell gleich sich auch die Vorgänge bei der Entwickelung des Corpus luteum der Maus und des Kaninchens verhalten, so verschieden sind wohl manche Einzelheiten. Diese Verschiedenheiten haben, wie oben schon angedeutet, wesentlich ihren Grund in der relativ und absolut viel stärkeren Grösse der Follikel; und die Abweichungen, welche infolge dessen der Modus der Bildung des Corpus luteum aus dem geplatzten Follikel beim Kaninchen zeigt, werden in vielleicht noch höherem Masse bei Tieren mit noch grösseren Follikeln und auch beim Menschen eine Rolle spielen. Deswegen fasse ich diese Punkte hier zum Schlusse noch einmal zusammen.

Zunächst erscheint bei Tieren, deren Graafsche Follikel viel Follikelflüssigkeit enthalten, die Epithelmenge[1]) ausserordentlich klein und es macht, wenn man das grosse Corpus luteum betrachtet, weit mehr Schwierigkeiten als bei Tieren mit kleinen Follikeln, z. B. der Maus, sich vorzustellen, dass die anscheinend in sehr geringer Zahl vorhandenen Follikelepithelzellen später die scheinbar riesige Menge der Epithelzellen des Corpus luteum bilden sollten. Man braucht sich nun bloss einmal der allerdings nicht ganz kleinen Mühe zu unterziehen und die Epithelzellen des reifen Follikels und die des Corpus luteum zu

---

1) Die absolute Anzahl der Epithelzellen ist beim Kaninchen natürlich eine ganz ausserordentlich viel grössere als bei der Maus.

zählen. Man sieht dann, dass die Zahl beider innerhalb sehr enger Grenzen die gleiche ist; absolut gleich deswegen nicht, weil die Epithelmenge reifer Follikel auch durchaus nicht die gleiche ist. Natürlich kann deswegen die Zahl nach beiden Richtungen hin schwanken. Bei der Maus hatte ich früher die Epithelkerne von sechs sprungreifen Follikeln und von acht fertigen Corpora lutea gezählt und erhielt geradezu auffällig übereinstimmende Zahlen. Auch beim Kaninchen, wo die Zählung noch viel mühsamer ist, habe ich sie zweimal angestellt und ebenfalls übereinstimmende Resultate erhalten (ein plus oder minus von 50—100 und mehr Zellen spielt bei den vielen Tausenden natürlich keine Rolle, findet sich auch nach beiden Richtungen hin).

Übrigens braucht man bloss zu bedenken, dass beim Kaninchen das Wachstum der Epithelzellen ein noch viel excessiveres ist als bei der Maus, so dass die gleiche Anzahl von Zellen einen noch viel grösseren Raum einnimmt, wenn die Hypertrophie ihren Höhepunkt erreicht hat. Bei Tieren mit grossen, relativ epithelarmen Follikeln scheint daher die Vergrösserung auch immer erheblicher zu sein als bei solchen mit kleinen relativ epithelreichen. Bei der Maus nimmt das Volumen der Epithelzellen des geplatzten Follikels um das 10—12fache, beim Kaninchen um fast das 30fache zu, beim Menschen (berechnet nach Massangaben von Luschka) um noch mehr als das 30—40fache. Übrigens betrifft diese enorme Hypertrophie immer nur das Zellprotoplasma. Das Volumen der Kerne wächst beim Kaninchen nur auf das vierfache.

Die innere Thecaschicht ist am reifen und frisch geplatzten Follikel des Kaninchens auch relativ nicht unerheblich mächtiger als bei der Maus. Ich habe bereits früher angegeben, dass man diese Zellen der Theca als eine Art „Mastform" von Bindegewebszellen aufzufassen hat, die Nahrungsmaterial aufspeichern, um sich unmittelbar nach dem Follikelsprung mehrmals hinter

einander teilen zu können, und so das Bindegewebe des Corpus luteum in der oben und früher beschriebenen Weise liefern. Beim Kaninchen ist diese Mastform noch deutlicher, denn die Zellen sind hier erheblich grösser als bei der Maus, worauf auch die stärkere Dicke der inneren Thecaschicht zurückzuführen ist. Die Zellen des Kaninchens beginnen übrigens mit der mitotischen Teilung später als die der Maus, wie überhaupt die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen erst längere Zeit nach dem Follikelsprung einsetzt, bei der Maus dagegen fast augenblicklich beginnt.

Ein erheblicher Unterschied besteht zwischen Maus und Kaninchen in der Art und Weise, wie und wie schnell sich der Follikel nach dem Platzen wieder schliesst. Bei der Maus, bei der die Rissöffnung auch viel kleiner ist, geht das enorm schnell vor sich, meist sogar sofort, beim Kaninchen bleibt die Rissöffnung sogar tagelang offen und häufig mehrere Tage lang sichtbar. Massgebend für die Erklärung dieser Differenz ist in erster Linie wiederum die stärkere Grösse der Follikel des Kaninchens, die auch eine grössere Rissöffnung verursacht; ferner aber kommt auch die ebenfalls durch die stärkere Follikelgrösse bedingte geringere Dicke des Epithels an der Sprungstelle in Betracht, die nicht genügt, um eine schnelle Verklebung herbeizuführen. Dann kommt in Betracht, dass beim Kaninchen ein viel grösserer Teil der Follikelflüssigkeit im geplatzten Follikel zurückbleibt und dass diese zähflüssige Masse die Öffnung verstopft, so dass ein Verschluss durch das Epithel, wie er bei der Maus erfolgt, gar nicht möglich ist.

Durch das Ausbleiben des Schlusses der Rissöffnung beim Kaninchen erhalten nun andererseits die geplatzten Follikel und in Bildung begriffenen Corpora lutea ganz andere Formen, ein Unterschied, der noch dadurch gesteigert wird, dass bei der Maus eine nachträgliche Flüssigkeitsausscheidung erfolgt, die beim Kaninchen wegen des Mangels des Verschlusses der Rissöffnung

und wegen Zurückbleibens einer grösseren Liquormasse unterbleibt. Die jungen Corpora lutea der Maus haben daher die Gestalt meist kugeliger geschlossener Bläschen, die des Kaninchens lange Zeit hindurch offene Kelch- oder Becherform.

Der schnelle Verschluss der Rissöffnung bei der Maus bewirkt es ferner, dass die jungen Corpora lutea sich frühzeitig von der Eierstocksoberfläche abschnüren und oft sogar gegen das Innere des Eierstocks entwickeln, während beim Kaninchen an der Rissstelle der Zusammenhang mit der Eierstocksoberfläche sehr lange, oft immer sich erhält.

Übrigens ist die Erscheinung der nachträglichen Flüssigkeitsausscheidung, die wir bei der Maus treffen, eine sehr einfache Einrichtung zum möglichst schnellen Ersatz des durch den Follikelsprung verloren gegangenen Raumes im Ovarium.

Wegen der stärkeren Grösse hat der Follikel des Kaninchens auch grössere und mehr Gefässe und es entstehen daher beim Einreissen der verdünnten Follikelwand leichter kleinere Blutungen; grössere seltener deswegen, weil die Dehnung des Follikels eine stärkere ist und die stark gedehnten Stellen natürlich nur kleinere Gefässe enthalten. Die Rissstelle wird daher von grösseren Gefässen meist weit entfernt liegen.

Alle diese Differenzen der Corpus luteum-Bildung des Kaninchens gegenüber dem der Maus: stärkere Vergrösserung der Epithelzellen, Form der jungen Corpora lutea, Mangel eines schnellen Verschlusses der Rissöffnung etc. werden durch die stärkere Grösse der Graafschen Follikel des Kaninchens unmittelbar oder mittelbar bedingt. Auch die Existenz der aus den (bei der Maus fehlenden) Retinaculis hervorgegangenen Epithelinseln im Liquorrest des Corpus luteum des Kaninchens, hängt wie die Bildung der Retinacula selbst mit der stärkeren Grösse der Follikel zusammen.

Dieselben Modifikationen, welche die stärkere Grösse der Follikel des Kaninchens gegenüber denen der Maus hervorruft,

werden sich wohl nun auch bei anderen Tieren mit grossen Follikeln finden und in vielleicht noch höherem Masse bei solchen mit noch grösseren Follikeln.

Noch einiger kleiner, weniger durch die Grösse der Follikel bedingter Abweichungen in der Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen möchte ich erwähnen. Bei der Maus erscheint das junge aus der innern Thecaschicht hervorgehende Bindegewebe zunächst in gröberen Zügen, die sich später in feine verteilen. Beim Kaninchen finden wir von Anfang an viele feine (vergl. Fig. 6, 7 mit Fig. 10, 11 meiner früheren Abhandlung).

Bei der Maus finden wir eine ziemlich grosse Menge Leukocyten, die durch das Epithel wandern und im Innern den bindegewebigen Kern des Corpus luteum bilden. Letzterer entsteht beim Kaninchen wesentlich aus den Leukocyten der kleinen, fast immer vorhandenen Extravasate. Daher finden wir auch beim Kaninchen nur ganz vereinzelte Leukocyten im Epithel.

Die Bildung des Corpus luteum aus dem geplatzten Follikel setzt beim Kaninchen nicht unerheblich viel später ein als bei der Maus, geht dann aber auch noch rapider vor sich.

Würzburg, Dezember 1896.

Verzeichnis der hier citierten Litteratur.

1. Barry, M., Researches in Embryology. Philosoph. Transactions of the Roy. Soc. of London for the year 1839. P. II.
2. Beneden, E. van, Recherches sur l'embryologie des mammifères. — La formation des feuillets chez le Lapin. Archiv de biol. T. I, 1880.
3. Bischoff, Th. C. W., Entwickelungsgeschichte des Kanincheneies. Braunschweig 1842.
4. Derselbe, Entwickelungsgeschichte des Hundeeies. Braunschweig 1845.
5. Derselbe, Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens. Giessen 1852.
6. Derselbe, Entwickelungsgeschichte des Rehes. Giessen 1854.
7. Giacomini, E., Contributo all' istologia dell' ovario dei Selaci con speciale riguardo sopra ad alcune particolarità di struttura riscontrate etc. Ricerche fatte nel Laboratoria di anatomia normale della R. università di Roma. Vol. V. f. 3 e 4. 1896.
8. Derselbe, Sui corpi lutei veri degli Anfibi con una breve appendice sui corpi lutei veri degli uccelli. Monitore zoologico italiano. Anno VII. 1896.
9. Hensen, V., Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. für Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 1. Bd. 1876.
10. Mingazzini, P., Corpi lutei veri e falsi dei Rittili. Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. università di Roma. Vol. III. f. 2. 1893.
11. Paladino, G., Ulterioni ricerche sulla distruzione e rinuovamento continuo del parenchimo ovarico nei mammiferi. Napoli. 1887.
12. Pflüger, Über die Eierstöcke der Säuger und des Menschen. Leipzig 1863.
13. Reichert, K. B., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens. Abhandlungen der Kgl. preussischen Akademie der Wissenschaften. 1861.
14. Sobotta, J., Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. 45 Bd. 1895.
15. Derselbe, Über die Bildung des Corpus luteum bei der Maus. Archiv für mikrosk. Anatomie. 47 Bd. 1896.
16. Weil, C., Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung und Entwickelung des Kanincheneies. Wien. med. Jahrb. 1873.

Erklärung der Figuren.

Die Figuren wurden sämtlich bei der angegebenen Vergrösserung mit dem Zeichenapparat entworfen.

Fig. 1. Sprungreifer Follikel des Kaninchens (7 Stunden post coitum) 60 mal vergrössert.

Fig. 2 und 3. Frisch geplatzte Follikel des Kaninchens (14 Stunden post coitum). 60 mal vergrössert.

Fig. 4. Geplatzter Follikel des Kaninchens (23 1/2 Stunde post coitum). 60 mal vergrössert.

Fig. 5 und 6. Junge Corpora lutea des Kaninchens (32 Stunden post coitum). 60 mal vergrössert.

Fig. 7. Junges Corpus luteum des Kaninchens (42 Stunden post coitum). 60 mal vergrössert.

Fig. 8. Junges Corpus luteum des Kaninchens (52 Stunden post coitum). 60 mal vergrössert.

Fig. 9. Corpus luteum des Kaninchens (70 Stunden post coitum). 60 mal vergrössert.

Fig. 10. Corpus luteum des Kaninchens (96 Stunden post coitum). 60 mal vergrössert.

Fig. 11. Corpus luteum des Kaninchens (8 Tage post coitum). 60 mal vergrössert.

Fig. 12. Ei des Kaninchens aus einem sprungreifen Follikel mit Discus proligerus und Richtungsspindel. 700 mal vergrössert.

Fig. 2a. Teil der Wand eines frischgeplatzten Follikels des Kaninchens (14 Stunden post coitum). 200 mal vergrössert.

Fig. 4a. Teil der Wand eines geplatzten Follikels des Kaninchens (23 1/2 Stunde post coitum). 200 mal vergrössert.

Fig. 6a. Teil der Wand eines jungen Corpus luteum vom Kaninchen (32 Stunden post coitum). 200 mal vergrössert.

Fig. 8a. Stück eines Corpus luteum vom Kaninchen (52 Stunden post coitum). 400 mal vergrössert.

Erklärung der Abkürzungen.

b = Bindegewebszellen
bl = Blutkörperchen
e = Epithel
E = Ei
g = Gefässe
ke = Keimepithel
l = Leukocyten
r = Retinacula
th e = Theca externa
th i = Theca interna
z p = Zona pellucida.

Aus dem anatomischen Institut zu Greifswald.

Über
Embryonale Hypermastie
und
Hyperthelie.

von

Dr. Georg Burckhard,
Würzburg.

Mit 12 Figuren auf Tafel XLIX/L.

11.



J. Sobotta del. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃ/M.

Die Frage nach der phylo- und ontogenetischen Entwickelung der Säugetierzitze hat seit einer langen Reihe von Jahren zahlreiche Forscher beschäftigt, und zu ausgedehnten vergleichend anatomischen und embryologischen Untersuchungen angeregt. Diese Untersuchungen erstrecken sich über die sämtlichen Unterarten der Säugetiergruppe und haben wertvolle Resultate zu Tage gefördert. Ohne auf die Details der ontogenetischen und phylogenetischen Entwickelung dieser Organe einzugehen, bezüglich welcher ich auf die einschlägigen Arbeiten von Langer[1]), Huss[2]), Gegenbaur[3])[4]), A. Kölliker[5])[6]), Th. Kölliker[7]), Klaatsch[8])[10]) und Rein[9]) verweise, will ich hier in Kürze nur das wichtigste über diesen Punkt anführen.

---

1) Langer, Über den Bau und die Entwickelung der Milchdrüsen. Denkschrift der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien, Bd. III, 1851.

2) Huss, Beiträge zur Entwickelung der Milchdrüsen beim Menschen und bei den Wiederkäuern. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. VII, 1873.

3) Gegenbaur, Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugetiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. VII, 1873.

4) Gegenbaur, Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugetiere. Morphologisches Jahrbuch, Bd. I, 1875.

5) A. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen. 1879.

6) A. Kölliker, Grundriss der Entwickelungsgeschichte. 1884.

7) Th. Kölliker, Beiträge zur Kenntnis der Brustdrüse. Verhandl. der Würzburger physikalisch-medizinischen Gesellschaft. N.F. Bd. XIV, 1879.

8) Klaatsch, Zur Morphologie der Säugetier-Zitzen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. IX, 1884.

9) Rein, Untersuchungen über die embryonale Entwickelungsgeschichte der Milchdrüse. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XX u. XXI, 1882/3.

10) Klaatsch, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Teil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. In: Semon, Forschungsreisen in Australien etc. Jenaische Denkschriften, V, 8.

Nach der gegenwärtig herrschenden Anschauung gestaltet sich die phylogenetische Entwickelung der Mammarorgane bekanntlich folgendermassen[1]: Das niederste Säugetier, das Schnabeltier, besitzt keine eigentlichen Milchdrüsen und Zitzen, sondern statt dessen findet man in der Mittelbauchgegend eine mit weniger dichten Haaren bestandene pigmentierte Hautstelle, an der ein Komplex grösserer Drüsen auf der Hautoberfläche mündet, deren Sekret von den Jungen abgeleckt wird. Diese Stelle bezeichnet man als Drüsenfeld. Bei Echidna wird das Drüsenfeld von einem Cutiswall taschenförmig umgeben; in diese Tasche, die Mammartasche wird das Ei und später das ausgeschlüpfte Junge aufgenommen und durch das Sekret der in die Mammartasche mündenden Hautdrüsen ernährt.

An diese Zustände lehnt sich die Entwickelung der Zitzen bei den höheren Säugetieren an, und lässt auch im Stadium der vollendeten Ausbildung vielfach die Abstammung von diesen primitiven Formen noch erkennen.

Die erste Anlage der Mammarorgane höherer Säugetiere besteht bei jungen Embryonen in einer Epidermisverdickung, die sich später als Drüsenfeld entwickelt; um sie herum erhebt sich bald eine Verdickung der Cutis, der Cutiswall. Dieses Stadium ist im wesentlichen homolog der Mammartaschenanlage der Echidna. Von der Basalzellenschicht der Mammartaschenanlage wachsen anfangs strangförmig solide, sich oft teilende Epithelsprossen in die Tiefe, die später ein Lumen erhalten und die erste Anlage der Milchdrüse bilden. Der Grund der Mammartaschenanlage, auf welchem die Milchgänge in einem begrenzten rundlichen Felde ausmünden, heisst das Drüsenfeld. Die Umbildung des Cutiswalles giebt nach Gegenbaur

[1]) Bonnet, Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Bonnet und Merkel, Bd. II, 1892.

Anlass zur Bildung verschiedener Zitzenformen, als deren extreme Typen er die Zitze vom Rind und die Saugwarze des Menschen auffasst. Bei den Wiederkäuern entwickelt sich nämlich die Mammartaschenanlage weiter, der Cutiswall erhebt sich immer höher und bildet die eigentliche Zitze. Sein Binnenraum, d. h. der ihn in seiner ganzen Länge durchsetzende Kanal, wird zum Strichkanal; dieser erweitert sich an seinem Ende zur Cysterne oder zum Milchbehälter, in welchen die aus dem eingestülpten Drüsenfeld hervorgegangenen Milchgänge einmünden. Beim Menschen dagegen findet eine Erhebung des im inneren der ursprünglich angelegten Hauttasche gelegenen Drüsenfeldes selbst statt, während der Cutiswall bei der Bildung der so entstehenden Saugwarze nur eine untergeordnete Rolle spielt. Zwischen beiden Formen nehmen die anderen höheren Säugetiere eine Zwischenstellung ein, so zwar, dass z. B. die Zitzen von Stute, Eselin und Schwein mehr nach dem Typus der Rinderzitze gebaut sind, während bei Hund und Katze sich die Zitze mehr dem menschlichen Typus nähert. Besonders kompliziert liegen die Verhältnisse bei der Stute und bei der Eselin, indem sich bei ersterer immer zwei, in seltenen Fällen drei, bei letzterer dagegen immer drei sich weiter entwickelnde Mammartaschenanlagen durch Verwachsung ihrer Cutiswälle vereinigen.

Durch die Entdeckung des allerfrühesten Stadiums der Milchdrüsenanlage, nämlich der Milchleiste und der „primitiven Zitzen“ durch Oskar Schultze [1] [2] [3] hat sich das Interesse der Frage nach der Entwickelung der Mammarorgane aufs

[1] O. Schultze, Über die erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anatom. Anzeiger, Bd. VII, 1892.

[2] O. Schultze, Milchdrüsenentwickelung und Polymastie. Sitzungsber. der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. 1892.

[3] O. Schultze, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Milchdrüsen. Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXVI, 1893.

neue zugewandt, und unsere Auffassung jener eigentümlichen Erscheinung überzähliger Brustwarzen, der Polymastie oder besser Hypermastie (Bardeleben) trat in eine neue Ära. Schultze fand nämlich bei ca. 1 cm und etwas darüber langen Embryonen vom Schwein, dann auch bei solchen von Kaninchen, Katze, Fuchs und Maulwurf, eine feine leistenförmige Linie, die über den seitlichen Teil der Rückenwand von der Achselgrube bis in die Inguinalfalte verläuft. In dieser ersten Anlage der Milchorgane, der Milchlinie oder Milchleiste, treten später spindelförmige Verdickungen auf, die bei den verschiedenen Species und individuell an Zahl schwanken, so dass man gelegentlich auf einer Seite mehr als auf der anderen findet. Auch die Embryonen, die aus dem gleichen Uterus stammen, zeigen mitunter nicht unbeträchtliche Schwankungen in der Zahl der Milchhügel, wie Bonnet[1]) diese Verdickungen im Gegensatz zu Schultze, der sie „primitive Zitzen“ nennt, bezeichnet, da sie, wie sich zeigen wird, mit den späteren Zitzen direkt nichts zu thun haben, vielmehr die ersten Anfänge der Mammartaschenanlagen und des Drüsenfeldes bilden. Sie buchten als epitheliale Verdickungen die unter ihnen gelegene Cutis ein, senken sich in die Tiefe und nun vollzieht sich die weitere Bildung der Mammarorgane wie oben beschrieben wurde. Eine derartige Milchleiste wurde bislang an den Embryonen der Wiederkäuer vergebens gesucht und auch bei Embryonen des Menschen noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. So fand auch H. Schmidt[2]) bei mehreren, allerdings mangelhaft konservierten menschlichen Embryonen eine Milchleiste im Sinne Schultzes nicht. Dagegen bemerkte er in mehreren Fällen, dass sich oberhalb und unterhalb der normalen Brustdrüsenanlage eine deutlich messbare Epithelverdickung zeigte, die man

[1]) Bonnet, l. c. pag. 630.

[2]) Schmidt, Über normale Hyperthelie menschlicher Embryonen. Anat. Anzeiger, Bd. XI, 1896.

ev. als ein Stück einer Milchlinie ansprechen könnte. Ausserdem sah er bei 5 menschlichen Embryonen von 29—60 mm Hinterhaupt-Steisslänge mehrfache (bis zu 14 (!) auf einer Seite) Anlagen von Milchdrüsen. Eine in dieser „vorläufigen" Mitteilung angekündigte ausführlichere Arbeit ist bis jetzt noch nicht erschienen.

Auf den Zerfall der Milchleiste in eine schwankende Zahl von Milchhügeln suchte man die beim Menschen wohlbekannte, bei Tieren noch wenig untersuchte Hypermastie und Hyperthelie zurückzuführen. Es wurde dabei angenommen, dass immer nur eine bestimmte Anzahl der primären Anlagen zu vollständigen Milchdrüsen sich entwickele, während die übrigen auf einer mehr oder weniger frühen Stufe ihrer Entwickelung stehen bleiben und sich zu Afterzitzen, accessorischen oder abortiven Zitzen umbilden sollten.

Bei der grossen Schwierigkeit, geeignete, tadellos erhaltene menschliche Embryonen zu beschaffen, ist der Nachweis einer Milchlinie für den Menschen, wie erwähnt, noch nicht erbracht, und die nach den Angaben von Schmidt in einer geradezu frappanten Menge vorhandenen Milchdrüsenanlagen erregen aufs neue die Frage, in wie weit sich ähnliches an den leichter zu beschaffenden Tierembryonen nachweisen liesse, umsomehr, als auch die Zitzen der erwachsenen Haustiere bezüglich Zahl und Entwickelung nach der Angabe verschiedener Autoren bei beiden Geschlechtern nicht unerheblich schwanken können.

In Hinblick auf die so sehr verschieden angegebenen Prozentsätze der Hyperthelie und Hypermastie beim Menschen und der wenigen Angaben bei den Haustieren lag es nahe, das Vorkommen accessorischer Milchorgane und Zitzen bei Tieren ebenfalls einer Prüfung zu unterziehen und sich so einen annähernden Überblick über das Variieren der Milchorgane an Zahl bei Tieren zu verschaffen. Es war hierbei selbstverständlich, um Willkür und Unsicherheit in der Deutung auszuschalten,

notwendig, auf die frühesten Entwickelungsstadien der Mammarorgane, womöglich schon auf den Zerfall der Milchleiste in Milchhügel zurückzugehen, und gleichzeitig thunlichst auch die histologische Umbildung der Milchhügel in die accessorischen und rudimentären Milchorgane zu studieren. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen versprachen ferner Gesichtspunkte zu liefern zur richtigen Auffassung des beim Menschen von neueren Autoren in einem auffallend hohen Prozentsatz geschilderten Vorkommens von Hypermastie und Hyperthelie, mit dem die Erfahrungen der Kliniker und Anatomen in schroffem Gegensatze stehen[1]). Die Entscheidung, ob man es mit einer abortiven Mamille oder einem kleinen Lipom, einer Warze, einem Naevus pigmentodes, lenticularis etc. zu thun hat, dürfte am lebenden Menschen oder Tier nicht immer leicht, und selbst am excidierten Organe, solange hierüber keine systematischen Untersuchungen vorliegen, vielfach eine willkürliche sein. Bis zu einem gewissen Grade kommt bei einer solchen Kritik zweifellos der Standort des fraglichen Organes im Verlaufe der Milchleiste oder ihrer Derivate in Betracht. Warum kann aber nicht auch dann und wann zwischen den Milchorganen oder Zitzen ein Hautwärzchen oder sonst eine Integumentalbildung pathologischer Art auftreten, die mit Milchorganen oder deren Anlagen nicht das geringste zu thun hat, die aber ihres Standortes halber schlankweg als rudimentäre Zitze gedeutet wird.

Auf Anregung von Herrn Professor Dr. Bonnet, der mich bei der Ausführung meiner Untersuchungen in liebenswürdiger Weise mit Rat und That unterstützte, habe ich zunächst als günstiges und leicht zu beschaffendes Material Schweineembryonen untersucht.

Die Milchleiste zerfällt bei diesen Tieren, wie Bonnet an einer Anzahl von Embryonen festgestellt hatte, sehr häufig in

[1]) Bonnet, l. c. pag. 653, Absatz 3.

eine auf beiden Seiten ungleiche Zahl auch der Grösse nach sehr schwankender Milchhügel. Nicht minder schwankt auch die Zahl und Grösse der ausgebildeten Zitzen.

Als besonders lehrreich erwiesen sich aber im Laufe der Untersuchung die Mammarorgane der Wiederkäuerembryonen, speziell die der Rinder, weshalb ich meine Untersuchungen schliesslich auf sie allein beschränkte.

Infolge des freundlichen Entgegenkommens des Direktors des Greifswalder Schlachthauses, Herrn Tierarztes Dr. Rohr, war es mir möglich, die sämtlichen, in der Zeit von Anfang Oktober 1896 bis Ende Februar 1897 im Schlachthaus gefundenen Embryonen von Rindern für meine Untersuchung zu verwerten. Unter diesen — ich habe im ganzen beinahe 100 Stück untersucht, von denen mir einen Teil Herr Professor Dr. Bonnet gütigst aus seiner Sammlung überlassen hat — waren 56,47 % weiblichen und 43,53 % männlichen Geschlechtes. Bei sämtlichen Embryonen erwies sich als typisch das Vorhandensein von vier ausgebildeten Zitzen, daneben fanden sich aber bei einer grossen Anzahl noch verschieden viele accessorische oder Abortivzitzen, in der Minimalzahl von eins, in der Maximalzahl von vier. Die Häufigkeit dieser accessorischen Zitzen findet sich in nachstehender Tabelle verzeichnet, und zwar unter a die absolute Prozentzahl, unter b die relative Prozentzahl von den weiblichen resp. männlichen Exemplaren.

	Mit 4 Zitzen		Mit 4 Zitzen und							
			1 Abortivzitze		2 Abortivzitz.		3 Abortivzitz.		4 Abortivzitz.	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
Weibl. Embryonen	34,12 %	60,42 %	3,53 %	6,25 %	14,12 %	25,00 %	3,53 %	6,25 %	1,17 %	2,08 %
Männl. Embryonen	28,25 %	64,87 %	8,25 %	18,92 %	5,88 %	13,51 %	—	—	1,17 %	2,70 %

Aus dieser Tabelle erhellt eine auffallende Häufigkeit von Abortivzitzen bei Embryonen im Gegensatze zu den erwachsenen Rindern. Auf die Bedeutung und auf die anatomischen und histologischen Befunde, welche die Abortivzitzen bieten, komme ich später zurück und wende mich zunächst zur Beschreibung der typischen Zitzen, wie sie in der Vierzahl bei erwachsenen Tieren beiderlei Geschlechts und bei sämtlichen Embryonen zu finden sind.

I. Die typischen ausgebildeten Zitzen.

Nach den Ausführungen von Kitt[1]), der zuerst für die Haussäugetiere das männliche Geschlecht zum Vergleich mit dem weiblichen in Hinblick auf Zahl und Standort der Zitzen an homologen Stellen herangezogen hat, besitzt das weibliche ausgewachsene Rind vier Zitzen, zu denen sich „in der Regel" noch zwei kaudalwärts stehende Afterzitzen gesellen. Trotz mangelnder ausgedehnterer Erfahrung handelt es sich bei dieser Angabe meiner Ansicht nach um eine Rasseneigentümlichkeit. Bei der hier zu Lande fast ausschliesslich gezüchteten Rasse des niederländischen Viehs finden sich Abortivzitzen bei erwachsenen Tieren nach der Aussage des Tierarztes Herrn Dr. Rohr nur sehr selten in deutlicher Weise.

Die Gestalt und Länge der normalen Zitze ist bei der Kuh je nach Alter und Milchergiebigkeit der Tiere bekanntlich verschieden. Der Hautüberzug der Zitze hat eine haarlose Oberfläche, erst an des Basis der Zitze treten feine lanugoähnliche Haare auf. Die meist pigmentlose äussere Hautdecke besitzt

1) Kitt, Zur Kenntnis der Milchdrüsenpapillen unserer Haustiere. Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin und vergleichende Pathologie. Bd. VIII, 1882. Aus dieser Arbeit sind die in folgendem gebrachten Notizen über die Befunde bei erwachsenen Tieren entnommen.

einen sehr mächtigen Papillarkörper mit hochgeschichteter Epidermis. Die haarlose Partie der Zitzen ist auch immer frei von Talg- und Schweissdrüsen. Am freien Ende der Zitze geht die allgemeine Decke in die eingestülpte „Mammartasche", jetzt Strichkanal, über, der sich in der Tiefe zur Cysterne oder zum Milchbehälter erweitert. Der ebenfalls drüsenlose Strichkanal wird von hohem geschichtetem Pflasterepithel ausgekleidet. Der Milchbehälter, in welchen alle durch Ausstülpung entstandenen grösseren Milchgänge einmünden, besitzt Cylinderepithel, unter dem eine Lage mehr platten Epithels sichtbar ist. Seine Wand enthält glatte Muskelfasern und elastische Elemente. Das zwischen dem Epithellager des Zitzenhohlraumes und dem der allgemeinen Decke befindliche Gewebe, das eigentliche Gerüst der Zitze ist ein Gemisch von Bindegewebe, elastischen Fasern und einer Unmenge glatter Muskelbündel, zwischen welchen zahlreiche, meist parallel mit dem Ausführungsgang verlaufende Gefässe liegen.

Auch der Stier besitzt vier kegelförmige, im Bau wesentlich mit denen des Kuheuters übereinstimmende, aber bedeutend kleinere Zitzen. Der Strichkanal ist durchwegs offen, die Cysterne in Falten gelegt. An der Basis der Zitze findet sich viel Fett und Bindegewebe mit vereinzelten Drüsenläppchen, die durch enge und kleine Milchgänge in den Milchbehälter münden.

Das kastrierte Rind nähert sich in der Form der Zitze wieder mehr dem weiblichen Typus (Kitt). Der wesentliche Unterschied besteht in der Anlage der Drüse; man findet stets kleine rudimentäre Drüsenläppchen mit rudimentären, der Cysterne zustrebenden Milchgängen. Die Drüsenbläschen sind meist ohne Lumen und bieten so das Ansehen eines soliden Fortsatzes.

Beim Embryo fehlt der an den beiden Geschlechtern des erwachsenen Rindes auffallende Gegensatz, da bei gleich alten Stadien die Verhältnisse am männlichen und am weiblichen Individuum im wesentlichen die gleichen sind: In der Unter-

bauchgegend zwischen den beiden Inguinalfalten liegen vier kleine paarweise, bilateral symmetrische und kaudalwärts gegen die Mittellinie konvergierende Zitzen. Die Anordnung der Zitzen auf beiden Seiten wechselt insofern, als manchmal die rechte oder die linke Gruppe weiter von der Mittellinie entfernt liegt, oder die eine Gruppe, ev. auch nur eine Zitze mehr kaudalwärts oder mehr kranialwärts als das entsprechende Gegenstück der anderen Seite liegt. Je nach dem Alter des Embryo, zum Teil mögen wohl auch individuelle Verhältnisse hier eine gewisse Rolle mitspielen, prominieren die Zitzen mehr oder weniger stark über die Oberfläche des Leibes. Teils von rundlicher Gestalt verjüngen sie sich nach der Spitze zu nur langsam oder bleiben mehr oder weniger halbkegelförmig. Auf der bisweilen abgeflachten Spitze befindet sich stets eine deutlich sichtbare Öffnung. Manchmal sind die ganzen Zitzen in der einen oder der anderen Richtung etwas abgeplattet. Der von einer breiten Epithelschicht ausgekleidete Strichkanal durchsetzt die Zitzenachse bis zu der meist noch nicht erheblich erweiterten Cysterne. Der die Zitze bildende Cutiswall bietet in seiner histologischen Struktur keinen Unterschied gegenüber der übrigen äusseren Haut, mit der Ausnahme, dass alle Hautdrüsen und Haare, in den frühesten Stadien deren Anlagen, in seinem Bereiche fehlen. Das eigentliche Gewebe der Zitze besteht neben Bindegewebe aus zahlreichen und grossen Zügen glatter Muskulatur und enthält als vor allem auffallenden Bestandteil sehr viele und sehr stark gefüllte und erweiterte Blutgefässe. Bei dem kleinsten der Embryonen, die zu untersuchen ich Gelegenheit hatte, und der eine Scheitelsteisslänge von 19 cm hatte, war das Bild ein etwas anderes. Es fehlte nämlich die Anlage der Drüsen noch vollständig. Der Strichkanal, der wie bei den anderen ebenfalls durchgängig war, endete in eine Cysterne von noch genau derselben Weite, wie der Strichkanal selbst. Von Ausstülpungen solider Epithelsprossen für die Bildung der Milchgänge war

nichts zu bemerken. Der Cutiswall hatte sich bereits deutlich und in relativ ziemlich bedeutendem Maasse erhoben und bildete eine unverkennbare Zitze. Es ist dies also das Stadium, in welchem die Anlage der Mammarorgane bei den höheren Säugetieren im wesentlichen in Übereinstimmung steht mit den primitiven Formen der Mammartasche bei Echidna[1]).

II. Die accessorischen Zitzen.

Die accessorischen, abortiven Zitzen oder Afterzitzen mit oder ohne zugehörige Drüsensubstanz suchte man früher auf Spaltungen der Anlage von Mammarorganen oder auf aberrante Anlagen zurückzuführen. Jetzt wissen wir, dass es sich im Gegensatz zur alten Anschauung wenigstens bei den Tieren, bei welchen das Vorkommen einer Milchleiste nachgewiesen ist, um eine von Anfang an schwankende Zahl in der Anlage, den Milchhügeln handelt. Im grossen und ganzen kommt aus dieser Zahl bei jeder Säugetierordnung nur eine bestimmte Menge zur vollen Entwickelung, während die anderen mehr oder weniger in ihrer Entwickelung zurückbleiben und zum Teil wohl nur im embryonalen Leben sichtbar und wahrnehmbar sind, während sie später allmählich ganz verschwinden. Denn anders wäre es kaum zu erklären, dass bei einem auffallend häufigen Auftreten embryonaler Afterzitzen am erwachsenen Tier relativ weit weniger solche Organe beobachtet werden. Aber auch bei den Embryonen schwankt die Zahl bedeutend, so zwar, dass vier Abortivzitzen sehr selten sind, während eine geringere Anzahl bedeutend häufiger vorkommt. Bezüglich des Standes auf einer oder beiden Seiten ist ebenfalls keine Regelmässigkeit zu verzeichnen, kurz, es leitet sich die Reduktion dieser Organe,

[1]) Vgl. auch Klaatsch, l. c. pag. 303 ff.

wie Bonnet sagt, in der Weise ein, dass sie immer kleiner werden, unregelmässig auftreten und schliesslich nach und nach gänzlich verschwinden[1]).

Bevor ich auf diese Details näher eingehe, will ich zunächst in folgendem eine Anzahl der von mir untersuchten Gesäuge von Embryonen kurz beschreiben. Bemerkt sei im voraus, dass, soweit es angängig war, die auf der rechten Bauchseite des Embryo gelegenen Zitzen (z) und Abortivzitzen (a) mit ungeraden, die auf der linken Bauchseite gelegenen Organe mit geraden Zahlen nummeriert sind. Bezüglich weiterer Einzelheiten verweise ich auf die auf Tafel XLIX/L beigegebenen Zeichnungen. Die Objekte wurden, um das Relief möglichst gut zu erhalten, in $^1/_2\,^0/_0$ Chromsäurelösung während 3×24 Stunden fixiert, und dann nach entsprechendem Auswässern in steigendem Alkohol gehärtet. Zum Zweck der mikroskopischen Untersuchung wurden die betreffenden Partien im Stück mit Borax-Karmin durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und in lückenlose Serienschnitte zerlegt.

1. Rindsembryo, männlich. Scheitelsteisslänge 28 cm (Fig. 1). Wie bei allen Embryonen finden sich auch hier vier wohlausgebildete Zitzen, die paarweise angeordnet, bilateral symmetrisch zur Mittellinie liegen und kaudalwärts konvergieren; z_2 liegt etwas mehr kaudalwärts als z_1. Die rundlich-kegelförmigen Zitzen verjüngen sich mässig schnell nach der Spitze zu, auf der eine Öffnung unschwer zu erkennen ist. Auf der rechten Seite befindet sich kaudalwärts von der letzten normal entwickelten Zitze eine Afterzitze (a), die ihren Platz in der Richtung der Mammarreihe verlassen hat und gegen die Mittellinie hin gerückt ist, so dass sie fast in gleicher Höhe, nur um ein geringes mehr kaudalwärts wie z_3 liegt; auf dieser Afterzitze ist eine

1) Bonnet, l. c. pag. 648.

Öffnung nicht sichtbar. Die Maasse der Entfernung zwischen den einzelnen Zitzen unter sich und der Afterzitze sind folgende:

z_1—z_3 = 5,0 mm
z_2—z_4 = 4,0 „
z_1—z_2 = 10,0 „
z_3—z_4 = 7,0 „
z_3—a = 2,5 „
a—z_4 = 5,0 „

Von einer Angabe der Zitzengrösse glaube ich bei genau lebensgrosser Abbildung absehen zu können.

Die mikroskopische Untersuchung ergab neben normalem Verhalten der vier ausgebildeten Zitzen bedeutende Verschiedenheit der Afterzitze. Diese erwies sich nämlich nur als eine kleine rundliche Cutiserhebung ohne jede Spur einer Epitheleinsenkung. Genau wie bei den voll entwickelten Zitzen verliert die Haut an der Stelle, an der sie sich zur Überkleidung der Afterzitze erhebt, ihre sämtlichen Talg- und Schweissdrüsen. Entsprechend der fehlenden Mammartaschenanlage mangelt auch die Anlage von Milchdrüsen vollständig. In der Umgebung dieses Cutiskegels, zum Teil dicht unter dem Epithel, findet sich eine starke Anhäufung beträchtlich erweiterter Gefässe, begleitet von zahlreichen Zügen glatter, an ihrem eigentümlichen Glanze und ihren stäbchenförmigen Kernen kenntlicher Muskelfasern; diese verlaufen zum Teil parallel den Gefässen, zum Teil in anderer Richtung. In der ganzen Ausdehnung der Afterzitze ist eine geringe zellige Infiltration des Stützgewebes zu bemerken.

2. Rindsembryo, männlich. Scheitelsteisslänge 24 cm (Fig. 2). Dieser Embryo gleicht makroskopisch im wesentlichen dem oben beschriebenen, hat aber zwei abortive, im ganzen also 6 Zitzen. Ihre Anordnung ist streng symmetrisch. Auf beiden Seiten haben die Abortivzitzen (a_1 und a_2) ihre Stellung in der Milchlinie aufgegeben, und sind gegen die Mittellinie zu gerückt, wenngleich nicht in dem erheblichen Maasse, wie in Fig. 1, da

hier die beiden Verbindungslinien der normal entwickelten Zitzen kaudalwärts sehr viel stärker konvergieren. Die Abortivzitzen entbehren ebenfalls sichtbarer Öffnungen auf ihrer Spitze. Die entsprechenden Maasse[1]) bei diesem Embryo sind:

$z_1—z_3$ = 4,0 mm
$z_2—z_4$ = 4,0 „
$z_1—z_2$ = 11,0 „
$z_3—z_4$ = 6,0 „
$z_3—a_1$ = 2,0 „
$z_4—a_2$ = 2,0 „
$a_1—a_2$ = 2,0 „

Mikroskopisch bieten die beiden Abortivzitzen dieselben Strukturverhältnisse wie bei 1, nur sind im Stützgewebe verhältnismäsig wenig Gefässe nachzuweisen.

3. Rindsembryo, weiblich. Scheitelsteisslänge 50 cm (Fig. 3). Neben den vier wohlentwickelten Zitzen, von denen z_4 etwas mehr kaudalwärts liegt als z_3, sieht man hier zu beiden Seiten der Mittellinie je eine Abortivzitze (a_1 und a_2), welche in der Verlängerung der Verbindungslinie beider normaler Zitzen, also genau in der Richtung der Milchlinie liegen. Die auf der rechten Seite gelegene Abortivzitze (a_1) erhebt sich kugelig nur sehr schwach über die Hautoberfläche ohne Öffnung auf ihrer Spitze. Die auf der linken Seite gelegene Abortivzitze (a_2) dagegen prominiert etwas stärker und zeigt auf ihrer Spitze eine deutlich sichtbare punktförmige Öffnung. a_1 und a_2 liegen beide in gleicher Höhe. Maasse:

$z_1—z_3$ = 9,0 mm
$z_2—z_4$ = 10,5 „
$z_1—z_2$ = 17,0 „
$z_3—z_4$ = 11,0 „

---

1) Die sämtlichen Maasse sind von der Mitte der Basis der einen Zitze bis zu der entsprechenden Stelle der anderen gemessen.

$z_3 - a_1 = 6{,}0$ mm

$z_4 - a_2 = 5{,}0$ „

$a_1 - a_2 = 6{,}0$ „

Die mikroskopische Analyse erwies die beiden als Abortivzitzen bezeichneten Gebilde nicht als gleichwertig; während die rechts gelegene in nichts von dem bisher beschriebenen Typus — undurchbohrter Cutiskegel mit unveränderter Hautdecke, vor allem keine Epithelverdickung, fehlende Drüsenanlage, zahlreiche Gefässe und Stränge glatter Muskelfasern, starke zellige Infiltration des Bindegewebes — abweicht, zeigt die auf der anderen Seite gelegene ein total anderes Verhalten. Die schon der makroskopischen Betrachtung auf der Spitze auffallende Öffnung ist die Mündung eines Kanales, der in vereinzelten Drüsenbläschen endet. Um diesen Strichkanal verlaufen viele erweiterte Gefässe, welche von sich kreuzenden Zügen glatter Muskelfasern begleitet werden. Die äussere Hautdecke verhält sich wie bei den normal ausgebildeten Zitzen, mit denen diese Abortivzitze, abgesehen von den reduzierten Grössenverhältnissen, in ihrem Bau übereinstimmt.

4. Rindsembryo, männlich. Scheitelsteisslänge 65 cm (Fig. 4). Von den in normaler Weise vorhandenen vier ausgebildeten Zitzen steht z_2 etwas mehr kaudalwärts als z_1. Auf jeder Seite findet sich eine Abortivzitze (a_1 und a_2) von kugeliger Gestalt, die nicht unerheblich über die Hautoberfläche prominiert, wenngleich weniger stark als die ausgebildeten Zitzen, und sich ziemlich langsam nach der eine deutliche Öffnung zeigenden Spitze zu verjüngt. Beide Abortivzitzen liegen nicht mehr in der Richtung der Milchlinie, sondern sind, die linke stärker und weiter als die rechte, kranialwärts gegen die Mittellinie des Leibes hingerückt. Bei der Messung ergaben sich folgende Zahlen:

$z_1 - z_3 = 8{,}0$ mm

$z_2 - z_4 = 8{,}5$ „

$z_1 - z_2 = 36{,}0$ „

$z_3 - z_4 = 26{,}0$ mm
$z_3 - a_1 = 8{,}0$ „
$z_4 - a_2 = 8{,}0$ „
$a_1 - a_2 = 12{,}0$ „

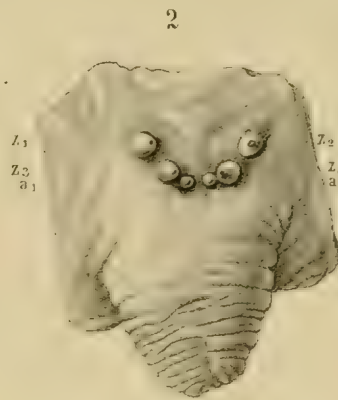
Das mikroskopische Bild (vgl. Fig. 10) ist das gleiche wie bei der grösseren Abortivzitze des sub Nr. 3 beschriebenen Embryo, nur verläuft der Strichkanal hier etwas geschlängelt zu den in der Tiefe liegenden zugehörigen Drüsen.

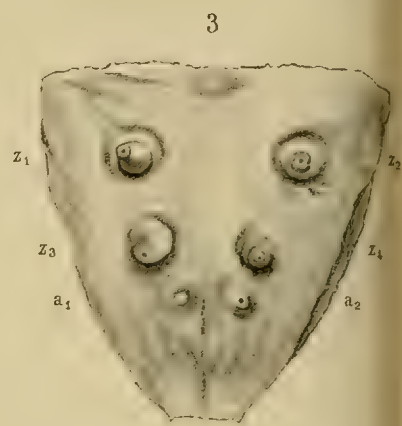
5. Rindsembryo, männlich. Scheitelsteisslänge 58 cm (Fig. 5). Hinter den vier normalen kegelförmigen Zitzen mit etwas abgeplatteten Spitzen finden sich vier accessorische Zitzen, deren hinterstes Paar schon deutlich auf die gerunzelte Haut an dem Halse des Hodensackes gerückt ist. Vergleicht man die gegenseitige Lage dieser Zitzen, so hat man den Eindruck, als ob, rechts in noch stärkerem Maasse als links, die beiden Abortivzitzen zusammen sich etwas gegen die Mittellinie hin verschoben hätten, so dass die Milchlinie bayonettförmig geknickt wäre. Die beiden mehr kranialwärts liegenden, nur schwach prominierenden kugeligen Abortivzitzen (a_1 und a_2) sind ohne jede Öffnung auf der Spitze, während die beiden kaudalen (a_3 und a_4) eine ganz leichte Einziehung auf der Spitze erkennen lassen. Die Entfernungen der Zitzen von einander sind:

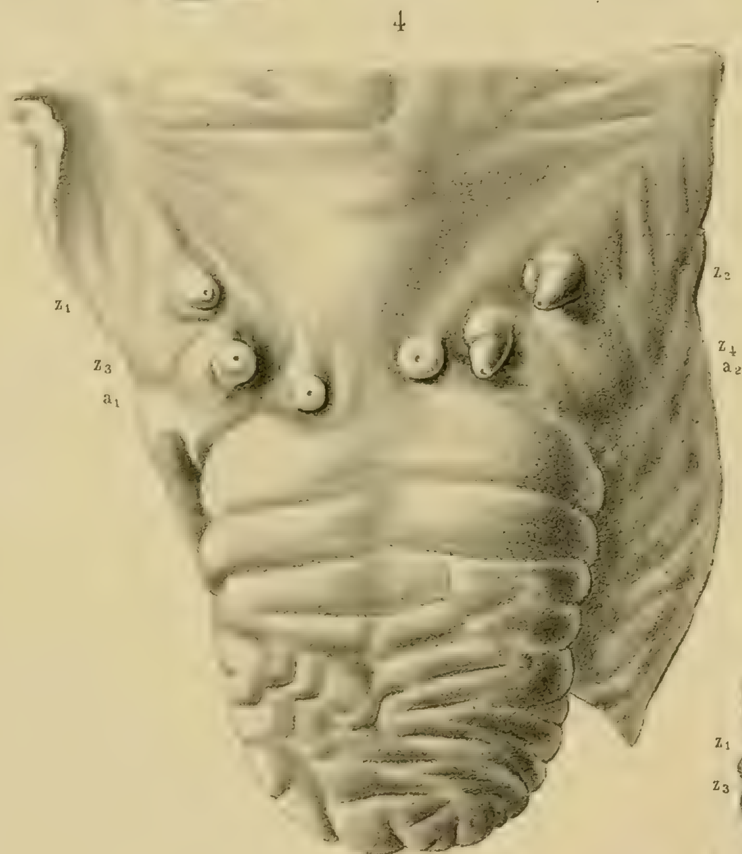
$z_1 - z_3 = 9{,}0$ mm.	$a_1 - a_3 = 8{,}0$ mm.
$z_2 - z_4 = 8{,}0$ „	$a_2 - a_4 = 6{,}5$ „
$z_1 - z_2 = 20{,}0$ „	$a_1 - a_2 = 9{,}0$ „
$z_3 - z_4 = 15{,}5$ „	$a_3 - a_4 = 4{,}5$ „
$z_3 - a_1 = 4{,}0$ „	$z_4 - a_2 = 5{,}0$ „

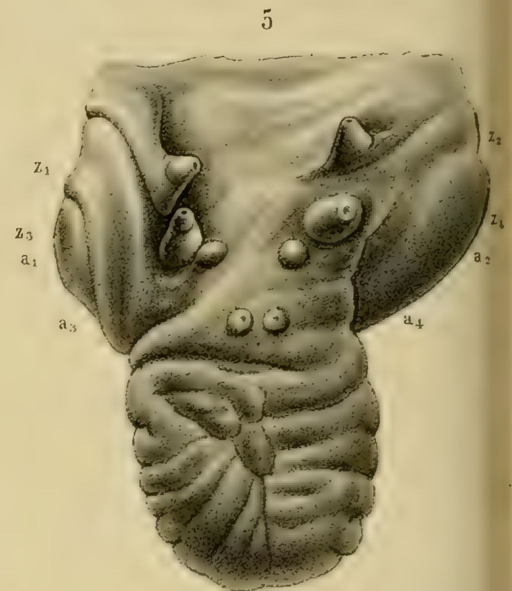
Die beiden kranialen Abortivzitzen erwiesen sich bei der mikroskopischen Untersuchung als einfache undurchbohrte Cutiskegel mit den dazu gehörigen uns schon bekannten Attributen. Auch die beiden anderen zeigen im wesentlichen denselben Bau und nur an ihrer Spitze eine ganz flache Einsenkung der basalen


z_1
z_3
a
z_2
z_4
1

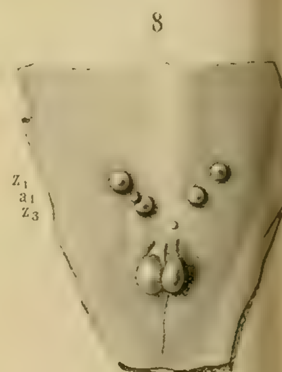

z_1
z_3
a_1
z_2
z_4
a_2
2

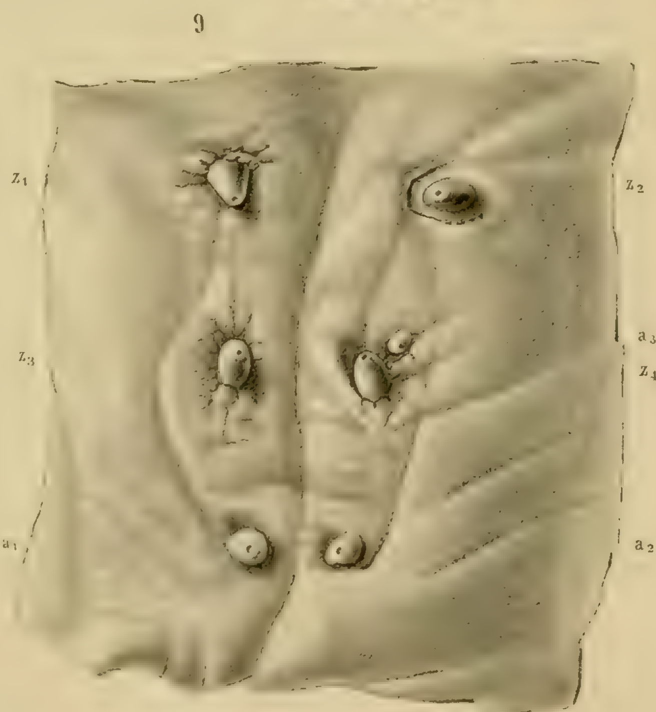

z_1
z_3
a_1
z_2
z_4
a_2
3

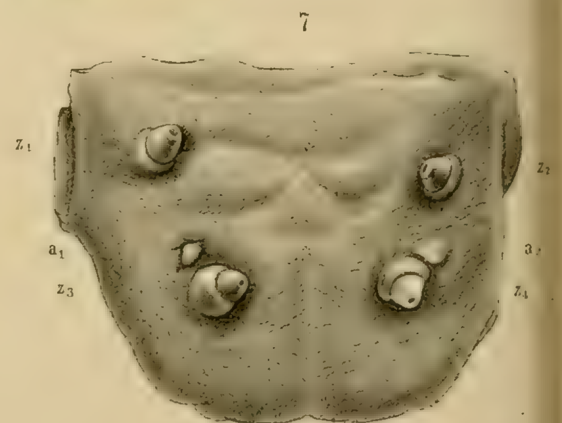

z_1
z_3
a_1
z_2
z_4
a_2
4

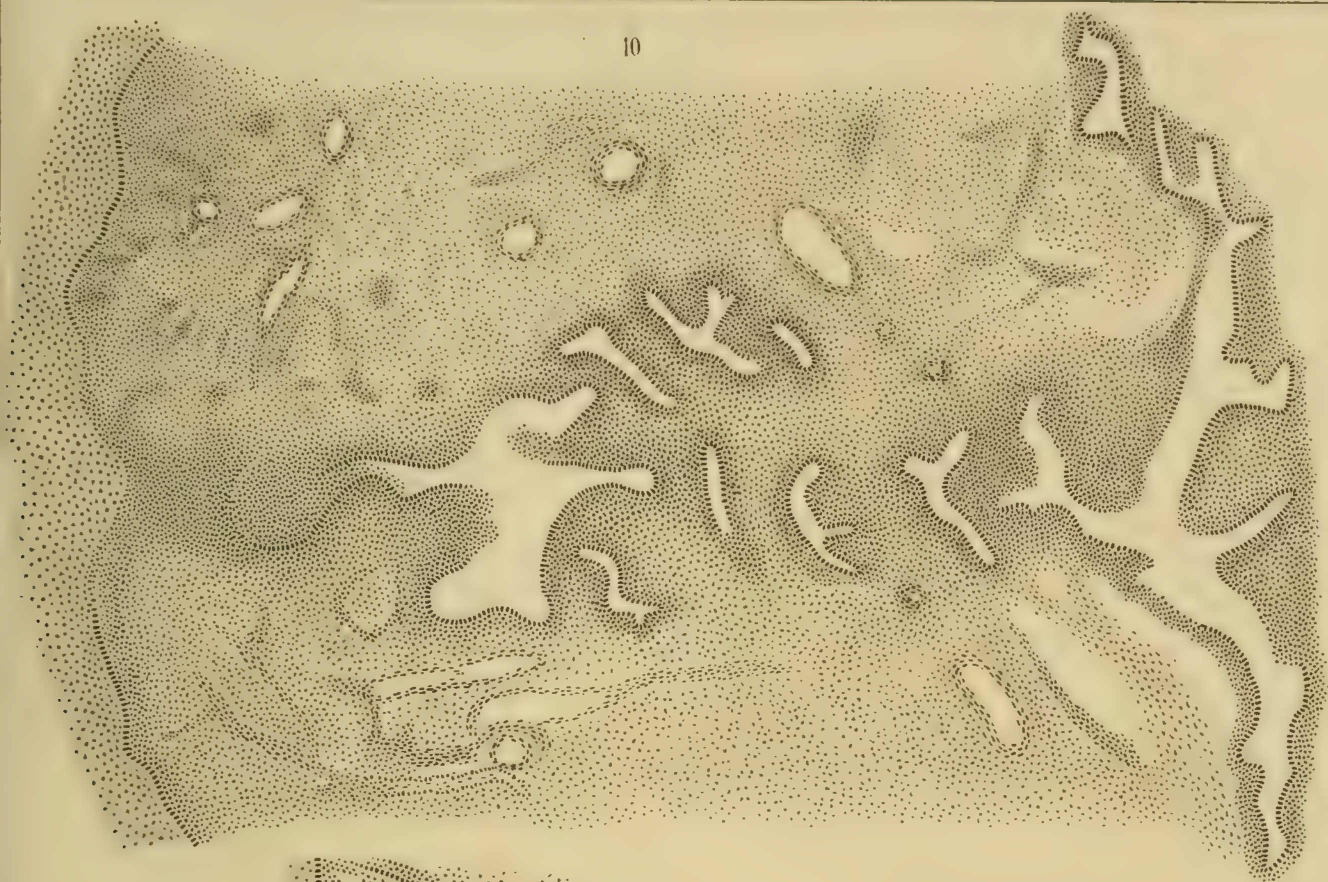

z_1
z_3
a_1
a_3
z_2
z_4
a_2
a_4
5


z_1
z_3
z_2
a
z_4
6


z_1
a_1
z_3
8


z_1
z_3
a_1
z_2
a_3
z_4
a_2
9


z_1
a_1
z_3
z_2
a_2
z_4
7







Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Zellschicht der Epidermis, aber ohne Teilnahme der höher gelegenen Epidermisschichten.

6. Rindsembryo, männlich. Scheitelsteisslänge 37 cm (Fig. 6). Zwischen den beiden rundlich-kegelförmigen ausgebildeten Zitzen auf der linken Seite (z_2 und z_4) findet sich eine Abortivzitze (a), die der Basis von z_2 unmittelbar angelagert ist. Diese Abortivzitze ohne sichtbare Öffnung unterscheidet sich von den bisher beschriebenen nur bezüglich ihrer Lage. Während bei den unter 1—5 angeführten Embryonen die sämtlichen überzähligen Zitzen stets einfach oder serial und kaudalwärts von den ausgebildeten Zitzen angeordnet waren, liegt diese zwischen den beiden normalen Zitzen, also interkaliert. Maasse:

z_1—z_3 = 4.5 mm
z_2—z_4 = 5,0 „
z_1—z_2 = 8,5 „
z_3—z_4 = 9,5 „
z_2—a = 1,5 „
a —z_4 = 3,5 „

Das mikroskopische Bild (vgl. Fig. 11) ist das gewöhnliche.

7. Rindsembryo, männlich. Scheitelsteisslänge 70 cm (Fig. 7). z_2 steht etwas mehr kaudalwärts als z_1. Die Haut ist mit zahlreichen dicht stehenden, ziemlich kurzen Haaren bedeckt. Man bemerkt zwei symmetrische interkalierte Afterzitzen (a_1 und a_2) ohne Öffnung, deren jede der mehr kaudalwärts stehenden Zitze (z_3 und z_4) ziemlich dicht angelagert ist. An den normalen Zitzen dieses Präparates fiel, was auch an den Hauptzitzen der Fig. 3, 4 und 5 ersichtlich, ganz besonders auf, dass die Zitzenspitze durch eine präputiumartige Falte gegen den eigentlichen Zitzenkörper abgesetzt war. Ich verzeichne diese Erscheinung, ohne Gründe für sie anführen zu können. Die Messungsresultate sind:

z_1 — z_3 = 15,0 mm z_1 — a_1 = 11,0 mm
z_2 — z_4 = 11,5 „ a_1 — z_3 = 4,0 „

$z_1 - z_2 = 30,0$ mm	$z_2 - a_2 = 8,0$ mm
$z_3 - z_4 = 20,0$,,	$a_2 - z_4 = 4,5$,,
	$a_1 - a_2 = 24,0$,,

Der mikroskopische Befund ist für die beiden Abortivzitzen der gleiche wie bei Nr. 6.

8. Rindsembryo, männlich. Scheitelsteisslänge 19 cm (Fig. 8). Von den vier ausgebildeten Zitzen steht die ganze rechte Gruppe etwas mehr kaudalwärts als die linke. Auf der rechten Seite liegt zwischen z_1 und z_3, letzterer dicht angelagert, genau in der Richtung der Milchlinie eine interkalierte Abortivzitze (a_1) ohne sichtbare Öffnung auf ihrer Spitze. In der verlängerten Verbindungslinie der beiden linken Zitzen z_2 und z_4, also ebenfalls in der Richtung der Milchlinie, aber nicht interkaliert wie a_1, sondern kaudalwärts von den typischen Zitzen, findet sich eine zweite Abortivzitze (a_2) von der gleichen Beschaffenheit wie a_1, ziemlich dicht an das Scrotum herangerückt. Die Messung ergab folgende Zahlen:

$z_1 - z_3 = 3,5$ mm	$z_1 - a_1 = 2,0$ mm
$z_2 - z_4 = 4,0$,,	$a_1 - z_3 = 1,5$,,
$z_1 - z_2 = 10,0$,,	$z_4 - a_2 = 4,0$,,
$z_3 - z_4 = 5,5$,,	$z_3 - a_2 = 3,5$,,

Während die Struktur von a_1 in nichts von der der anderen Abortivzitzen ohne Öffnung abweicht, finden sich bei a_2 etwas andere Verhältnisse, indem nämlich neben den sehr stark erweiterten Gefässen noch ein lakunenartiger ziemlich grosser Blutherd auftritt (Fig. 12), wie ich einen solchen in keiner anderen Zitze gefunden habe, obgleich ich viele Abortivzitzen und typisch ausgebildete Zitzen in Serienschnitten untersucht habe.

9. Rindsembryo, weiblich. Scheitelsteisslänge 42 cm (Fig. 9). In der verlängerten Verbindungslinie der normalen Zitzen, deren linke Gruppe etwas mehr kaudalwärts steht als die rechte, also der Milchlinie entsprechend, findet sich auf jeder Seite eine

mässig stark prominierende rundlich-kugelige Abortivzitze (a_1 und a_2), die sich nur langsam nach der Spitze zu verjüngt und auf dieser eine deutliche Öffnung trägt. Eine dritte Abortivzitze (a_3) liegt interkaliert in der Richtung der Milchlinie zwischen z_2 und z_4, ziemlich dicht an z_4 angelagert, in Form einer kleinen rundlichen, nur wenig prominierenden Erhebung der Haut ohne sichtbare Öffnung. Die Entfernungen der einzelnen Gebilde unter einander sind:

$z_1 - z_3 = 19{,}0$ mm	$z_3 - a_1 = 18{,}5$ mm
$z_2 - z_4 = 20{,}0$,,	$z_4 - a_2 = 17{,}5$,,
$z_1 - z_2 = 22{,}5$,,	$a_1 - a_2 = 9{,}5$,,
$z_3 - z_4 = 19{,}0$,,	$z_4 - a_3 = 4{,}5$,,
	$a_3 - z_2 = 15{,}5$,,

Die beiden Abortivzitzen a_1 und a_2 weisen das gleiche mikroskopische Bild auf, wie a_1 und a_2 in Fig. 4 (vergl. auch Fig. 10); die dritte (a_3) präsentiert sich als einfacher Cutiskegel, wie er bereits wiederholt beschrieben worden ist.

Wie aus der vorstehenden Beschreibung der die verschiedenen wesentlichen Typen repräsentierenden Präparate ersichtlich ist, haben wir zwei Arten von Afterzitzen zu unterscheiden. Die einen erweisen sich bei makroskopischer Betrachtung als einfache kleine rundliche Erhebungen der Haut ohne eine sichtbare Öffnung auf ihrer Spitze, die anderen überragen die Hautoberfläche meist stärker und tragen auf ihrer abgerundeten Spitze eine stichförmige Einziehung. Um Missverständnissen vorzubeugen, sei gleich von vorn herein bemerkt, dass es durchaus nicht immer möglich ist, auf das äussere Verhalten hin zu entscheiden, welche Form von Afterzitzen vorliegt. Wenn auch eine relative Kleinheit gegenüber den normalen Zitzen für die erste Art spricht, während die der zweiten Art den ausgebildeten Zitzen an Grösse mehr gleichkommen, so ist damit doch ein absolut sicheres Kriterium nicht gegeben, vielmehr bedarf es in vielen Fällen der genauen mikroskopischen

Analyse einer lückenlosen Serie von Schnitten, um die Natur der Afterzitze festzustellen.

Die zweite Art dieser accessorischen Zitzen, um diese vorweg zu nehmen, hat ausser ihrer relativ bedeutenderen Grösse auch im mikroskopischen Bilde eine nicht unerhebliche Ähnlichkeit mit der normal entwickelten Zitze und enthält die sämtlichen Komponenten eines kleinen Mammarorganes. Diese Afterzitzen sind demnach nichts weiter als eine abnorm kleine Kopie der normal und typisch entwickelten Zitzen und ihrer Milchdrüsen. Ich möchte daher bei dieser Art der Abortivzitzen den Namen „Mikro-Mamma" für das ganze Organ, und für die zugehörige Zitze den Namen „Mikro-Zitze" vorschlagen zum Unterschied von der anderen Gruppe.

Für diese andere Art der Afterzitzen ist vor allem charakteristisch, dass sie sich darstellen als ein einfacher Cutiskegel, in dessen Stützgewebe zahlreiche, zum Teil erweiterte Gefässe und auffallend viele glatte Muskelfasern verlaufen. Insofern stimmen sie also mit den Mikro-Zitzen einer Mikro-Mamma überein. Dagegen fehlt ihnen vollständig die für die Mammartaschenanlage charakteristische Einbuchtung, der Zitzenkanal und die Drüsenanlage, kurz jede Initiative von seiten der Epidermis. Für diese Gruppe möchte ich, da es sich eigentlich gar nicht um richtige Zitzen handelt, den Namen „Pseudo-Zitzen" wählen.

Es kann bei der Bildung der Pseudo-Zitzen zwar zur Andeutung eines kleinen und undeutlichen Cutiswalles kommen, dem aber jede physiologische Bedeutung mangelt, da die für die Zitze wichtigsten Bestandteile, die eingestülpte Mammartaschenanlage und die von ihr ausgehende Drüsenanlage vollständig fehlen. „Dass in Fällen von Rückbildung eines Milchorganes gerade die Zitze noch häufig am längsten und in wechselnder Ausbildung erhalten bleiben kann, hat nichts auffallendes. Wir kennen ja eine ganze Menge Beispiele von Rückbildung von

Organen, in denen die Haut noch die freilich überflüssig gewordene Hülle für die nicht mehr zur vollen Ausbildung gekommene oder schon gänzlich geschwundene Grundlage liefert" [Bonnet][1]).

Was die weitere Entwickelung dieser abortiven Zitzen anlangt, so bin ich der Ansicht, dass die Mikro-Mammae im postembryonalen Leben infolge der vorhandenen Drüsenanlage sehr wohl Milch von sich zu geben imstande sein mögen, also die Grundlage bieten für eine Erscheinung, welche man als „funktionierende Hypermastie" bezeichnen kann, im Gegensatze zur „funktionslosen Hypermastie", bei welcher die Mikro-Mamma nicht secerniert. Im Gegensatze dazu stehen die Pseudo-Zitzen, welche, insoweit sie sich überhaupt noch entwickeln, unter dem Bilde der „Hyperthelie" in die Erscheinung treten. Ein grosser Teil dieser Pseudo-Zitzen geht zweifellos in der späteren Entwickelung des Embryo und des neugeborenen Tieres allmählich zu Grunde. Dafür spricht wohl mit ziemlich grosser Sicherheit der Umstand, dass man eben bei den erwachsenen Tieren der Rasse, auf die sich meine Untersuchung erstreckte, nach Aussage des Schlachthausdirektors Herrn Dr. Rohr nur sehr selten überzählige Zitzen findet, während sie doch nach meiner Untersuchung bei den Embryonen in überraschender Zahl zu finden sind.

Bei den männlichen Tieren scheint die Neigung der Abortivzitzen, im späteren Leben zu verschwinden, noch grösser zu sein als bei den weiblichen. So sagt auch Kitt: Das (ausgewachsene) weibliche Rind besitzt vier vollkommene Zitzen, zu denen sich in der Regel noch zwei Afterzitzen gesellen. Bei der Beschreibung des Stieres dagegen spricht er nur von vier spitzigkegelförmigen Zitzen, ohne das Vorkommen von Afterzitzen überhaupt nur zu erwähnen. Es ist dies um so

[1]) Bonnet, l. c. pag. 655.

auffallender, als die Rasse, welcher das von Kitt untersuchte Material entstammte, offenbar häufig beim erwachsenen (weiblichen) Tier Afterzitzen aufweist. Eine genaue und systematische Untersuchung embryonalen Materiales auch aus späteren Entwickelungsstadien verglichen mit verschieden alten Tieren nach der Geburt würde in dieser Frage die nötige Klarheit zu schaffen im stande sein. Dass thatsächlich beim männlichen Geschlecht die Reduktionsintensität eine grössere ist, dafür ist mir der Umstand beweisend, dass auch die typischen Zitzen, die bei gleichalterigen Embryonen beider Geschlechter in genau dem gleichen Maasse entwickelt sind, später derartige Unterschiede an Grösse und Funktionsfähigkeit aufweisen. Bekanntlich kommt es vor, dass Hammel und Ziegenböcke gelegentlich Milch secernieren, ja sogar in solchen Mengen, dass sie förmlich gemolken werden können. Beim Stier ist aber meines Wissens ein derartiges Vorkommnis ausser einem einzigen Fall[1]) noch nicht beobachtet worden. Das allmähliche Schwinden der Afterzitzen findet seine Erklärung in erster Linie in der für rudimentär bleibende Organe bekannten mangelhaften und retardierten Entwickelung. Ausserdem veranlassen die funktionierenden strotzend gefüllten Euter eine dartige Spannung der Haut, dass diese rudimentären Organe wohl einfach in derselben aufgehen und verschwinden.

Die reihenförmige Anordnung der normal entwickelten wie auch der abortiven Zitzen macht es in hohem Maasse wahrscheinlich, dass auch beim Rinde eine Milchleiste oder wenigstens deren inguinale Strecke vorhanden gewesen ist. Es bleibt freilich die Frage, ob ein solcher Milchlinienrest bei den Wiederkäuern thatsächlich auftritt, noch offen. Bonnet und andere haben einen solchen bis jetzt nicht nachzuweisen vermocht; ob das von Huss beim Rindsembryo gefundene Gebilde der Milch-

---

1) Fürstenberg, Die Milchdrüsen der Kuh. 1868.

leiste entspricht, ist mir fraglich. Möglicherweise wird das Stadium der Milchleiste übersprungen und statt dessen gleich das zweite, die Bildung isolierter Milchhügel eingeleitet.

Die in Fig. 1, 2, 4 und 5 scheinbar gegen die Mittellinie zu gerückten Zitzen sprechen nicht gegen diese Meinung. Dass durch ungleiches Wachstum der Haut derartige Verschiebungen auftreten können, ist zweifellos; wir kennen sie ja auch bei Tieren, wo anerkanntermaassen zeitweilig eine Milchlinie besteht, z. B. beim Hund, von dem hier Bonnet ein solches Präparat demonstrierte. Das gleiche ist der Fall auch bei den normal entwickelten Zitzen, die ursprünglich bilateral symmetrisch zur Mittellinie an homologen Stellen gelegen, sich allmählich mehr kaudal- oder kranialwärts verschoben haben (vergl. Fig. 1, 3, 4, 7, 8 und 9; bei den beiden letzteren sind nicht nur einzelne Zitzen, sondern die ganzen Gruppen der einen Seite verschoben). Auch die Erscheinung, dass die Milchleiste beim Schweinsembryo anfangs zu beiden Seiten nahe dem Rücken liegt und sich dann während des Zerfalles immer weiter ventralwärts verschiebt, so dass schliesslich die einzelnen abgeschnürten Drüsenanlagen in geringer Entfernung von der ventralen Mittellinie zu liegen kommen, spricht für die Möglichkeit, dass auch später noch die Zitzen durch ungleiches Hautwachstum eine Lagenveränderung erfahren können.

Auffallenderweise finden sich abortive Milchorgane, Mikro-Mammae wie Pseudo-Zitzen, niemals kranialwärts von dem ersten Paare der typisch entwickelten Zitzen, während sie kaudalwärts von ihnen symmetrisch und asymmetrisch interkaliert, oder auch kaudalwärts von dem zweiten Paare asymmetrisch oder symmetrisch serial auftreten. Daraus geht hervor, dass man es zweifellos mit einer im wesentlichen in kaudo-kranialer Richtung vor sich gehender Reduktion zu thun hat. Das Fehlen der Abortivzitzen vor dem kranialwärts stehenden Paar der normalen Zitzen giebt einen Anhaltspunkt

dafür, dass sie als die zur Zeit fixen Milchorgane zu betrachten sind, d. h. dass dieses erste Paar unter allen Umständen in normaler Weise ausgebildet wird, während die hinter ihm befindlichen in Anlage und Ausbildung variieren.

Zum Schluss füge ich eine Zusammenfassung der Ergebnisse vorstehender Arbeit an.

1. Bei den Embryonen der Rinder ist das Vorkommen von „accessorischen“ oder „Afterzitzen“ bei beiden Geschlechtern im Gegensatze zum erwachsenen Rinde ausserordentlich häufig, etwa in 37,62% der bei der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Individuen.

2. Niemals werden beim Niederungsrinde Afterzitzen vor dem ersten normalen durch seine konstante Lage wohlcharakterisierten Zitzenpaare gefunden.

3. Dagegen sind Afterzitzen ein- oder doppelseitig zwischen den normalen zwei Zitzenpaaren interkaliert oder

4. bis zu höchstens zwei Paaren hinter dem letzten wohl ausgebildeten Zitzenpaare serial angeordnet und beim männlichen Individuum bis auf den Hals des Hodensackes gerückt, nachweisbar.

5. Die stets reihenartige, wenn auch mitunter durch kleine medianwärts gerichtete Verschiebungen etwas gestörte Anordnung sämtlicher Zitzen, die Mammarreihe, macht deren Hervorgehen aus einer Milchleiste, von der sich beim Rinde vielleicht nur der inguinale Abschnitt erhalten hat, wahrscheinlich.

6. Verschiebungen von Zitzen aus der linearen Anordnung medianwärts sind möglicherweise durch ungleichmässiges Wachstum der Haut infolge gestörter Korrelation beim Fehlen der gleichwertigen Zitze der anderen Körperhälfte zu erklären.

7. Die Mammarorgane des heutigen Rindes befinden sich in kaudo-kranialer Richtung in Reduktion.

8. Dem anatomischen Aufbau der „Afterzitzen“ nach hat man wie beim Menschen zu unterscheiden:

a) Hypermastie mit allen Attributen eines normalen, aber sehr kleinen Mammarorganes, einer „Mikro-Mamma“ und einer „Mikro-Zitze“. Je nachdem diese kleinen Milchorgane beim erwachsenen männlichen und weiblichen Rinde sich ausnahmsweise erhalten und milchen oder nicht, ist eine funktionierende und nicht funktionierende Hypermastie zu unterscheiden.

b) Pseudozitzen oder Hyperthelie, bei welcher die kleinen in Form und Grösse sehr variablen Zitzen nur aus einem undurchbohrten Cutiskegel bestehen und durch die mehr oder weniger deutlich angelegten Komponenten einer rudimentären Mammartaschenanlage, nämlich glatte Muskulatur, reichliche, zum Teil stark erweiterte Blutgefässe und das Fehlen von Talg- und Knäueldrüsen, vor allem aber durch das Fehlen des Drüsenfeldes und Zitzenkanales gekennzeichnet sind.

9. Die Pseudo-Zitzen und die meisten Mikro-Mammae schwinden der Regel nach bei dem hier in Frage kommenden Niederungsrinde nach der Geburt und in den späteren Lebensjahren, da bei erwachsenen Individuen dieser Rasse meist nur vier Milchorgane zu finden sind.

10. Als Gründe dieses Schwindens dürfen die für rudimentär bleibende Organe bekannte mangelhafte und retardierte Entwickelung und die durch die funktionierenden strotzenden Euter veranlasste Spannung der Cutis, in welcher die Cutisanhängsel einfach aufgehen, angegeben werden.

11. Das vorübergehende Auftreten der Pseudozitzen wird durch das auch von anderen rudimentären Hautorganen bekannte

konservative Verhalten der Cutis erklärt, die auf eine vorübergehende Anregung der Epidermis hin (Milchhügelbildung), die aber nicht zur Ausbildung einer regulären Mammartaschenanlage führt, doch ihrerseits den Versuch, eine solche zu bilden, macht.

12. Sämtliche Mikro-Mammae und Pseudo-Zitzen sind selbstverständlich als abortive und nicht etwa als progressive durch die Domestikation gezüchtete Bildungen aufzufassen. Dies erhellt mit Sicherheit aus dem Verschwinden der „Aftermammae" und Pseudo-Zitzen beim erwachsenen Rinde und vor allem aus dem Fehlen der Drüsenanlage an den Pseudo-Zitzen.

13. Man hat also Hypermastie (Mikro-Mammae und Mikro-Zitzen) und Hyperthelie auch bei den Wiederkäuern zu unterscheiden.

14. Der an den Pseudo-Zitzen der Rinderembryonen erhaltene anatomische Befund wird von Bedeutung für die Kritik aller der accessorischen Cutisbildungen, die beim Menschen als Hyperthelie gedeutet worden sind. Von Pseudo-Zitzen kann eben nur mit Sicherheit die Rede sein bei Anwesenheit reichlicher glatter Muskulatur und eventuell reichlich vorhandenen Blutgefässen.

Während vorstehende Arbeit sich im Druck befand, erschien die auf pag. 531 erwähnte, bereits früher angekündigte Abhandlung von Schmidt[1]). Ich verweise bezüglich näherer Details auf die Arbeit selbst, und füge hier nur die von ihm selbst ge-

---

[1]) Schmidt, Über normale Hyperthelie menschlicher Embryonen und über die erste Anlage der menschlichen Milchdrüsen überhaupt. Morpholog. Arbeiten, herausgegeben von Schwalbe, Bd. VII, Heft 1.

gebene Zusammenfassung der Ergebnisse seiner Untersuchungen bei.

Er sagt hierüber am Schlusse seiner Arbeit (pag. 142 f.) folgendes:

„Man findet bei menschlichen Embryonen von etwa 15 mm Länge an der Seite des Thorax und des Abdomen, sowie am Schulter- und Beckengürtel und zwar an der Grenze zwischen Körperstamm und Anfang der Extremitäten eine kontinuierlich im Zusammenhang mit einander stehende Zone erhöhten Epithels von etwa 1—1$^{1}/_{2}$ mm Breite. Wir bezeichnen sie kurz als Milchstreifen. Innerhalb dieses Milchstreifens befindet sich an normaler Stelle die Hauptmilchdrüsenanlage. Im Bereiche desselben Milchstreifens erscheinen bei grösseren Embryonen von 26—60 mm Länge Epithelanlagen in wechselnder Grösse und wechselnder Anzahl, welche als die frühesten Stadien überzähliger Milchdrüsenanlagen aufgefasst werden müssen. Ich habe diese hyperthelialen Milchdrüsenanlagen thatsächlich in der Gegend der Achselhöhle, der vorderen und seitlichen Thoraxwand und in der Inguinalgegend gefunden und oben beschrieben, da wo auch beim erwachsenen Menschen am häufigsten Hyperthelie und Hypermastie beobachtet wird. Es lässt sich mit Bestimmtheit vermuten, dass es auch an den anderen Stellen jener Zone erhöhten Epithels vorübergehend zu hyperthelialen Anlagen kommt. Diese normale Hyperthelie bei menschlichen Embryonen verschwindet dann wieder im weiteren Verlauf und Wachstum des Embryo; für gewöhnlich ist beim Neugeborenen und Erwachsenen auf jeder Seite nur eine Monothelie zu konstatieren.

Ein Vergleich der von O. Schultze bei Schweine- und anderen Embryonen gefundenen Milchleiste, welche die erste Anlage für die Milchdrüsen bei jenen Säugetieren darstellt, mit dem von mir beim Menschen an dem analogen Orte gefundenen Milchstreifen macht die schon früher von O. Schultze und

Bonnet ausgesprochene Vermutung, dass nämlich auch beim Menschen die erste Milchdrüsenanlage in einer linearen Erhebung des Epithels, einer zur Seite des Körpers hin verlaufenden Milchlinie bestehe, nur noch wahrscheinlicher, um so mehr, wenn man dazu des weiteren berücksichtigt, dass die meisten hyperthelialen Anlagen eine grössere Längen- wie Breitenausdehnung besitzen."

Der Nachweis der von Schmidt hier vermuteten Milchleiste gelang Kallius[1]) in einer ebenfalls erst neuerdings erschienenen Arbeit:

Er fand bei einem menschlichen Embryo von etwa 15 mm Kopfsteisslänge an der Seitenwand des Leibes eine ca. 1,5 mm lange, unter dem unteren Rand der oberen Extremitätenanlage beginnende leistenförmige Erhebung, die etwa in der mittleren Axillarlinie liegt und ein wenig nach hinten von der Rückenkrümmung des Embryo abweichend in gerader Richtung nach hinten läuft, um sich allmählich in das Niveau der Körperoberfläche zu verlieren. Diese Leiste reicht nicht bis in die Inguinalgegend, eine Anschwellung ist an ihr nirgends nachzuweisen.

Mikroskopisch zeigt sich in der ganzen Ausdehnung der Leiste eine Epithelverdickung, die besonders an der Stelle der späteren definitiven Milchdrüse stärker wird und sich hier in die Tiefe des darunter liegenden Mesenchymgewebes einsenkt. Nachdem die Leiste diese ihre höchste Entwickelung erreicht hat, verschwindet sie allmählich wieder, in der Weise, dass sich mikroskopisch noch eine grössere Strecke weit eine diffuse Epithelverdickung nachweisen lässt, während makroskopisch schon nichts mehr wahrnehmbar ist.

Diese Leiste hält Kallius gewiss mit Recht für die erste oder doch für eine sehr frühe Anlage der Milchdrüse, ent-

[1]) Kallius, Ein Fall von Milchleiste bei einem menschlichen Embryo. Anatomische Hefte von Merkel und Bonnet. 1897.

sprechend der Milchleiste Schultzes. Die Milchdrüse selbst entsteht aus der stärksten Epithelverdickung, während der Rest sich wieder zurückbildet.

„Dieser eben erwähnte Bezirk, aus dem sich die eigentliche Milchdrüse entwickeln soll, liegt im kranialen Teil der Leiste, die von da viel weiter kaudal- als kranialwärts sich erstreckt. Bei dem Zusammenhang der Milchleiste mit der entwickelungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Erklärung der Hyperthelie und Hypermastie ist dieser Umstand wohl für die viel grössere Häufigkeit der kaudalwärts von der Hauptdrüse sitzenden accessorischen Drüsen und Warzen verantwortlich zu machen.“

Es scheint mir das auch zugleich eine Bestätigung meiner sub Nr. 2 aufgestellten Behauptung zu sein, indem die Verhältnisse hier beim Menschen offenbar ebenso liegen wie bei den Wiederkäuern.

Litteraturverzeichnis.

Langer, Über den Bau und die Entwickelung der Milchdrüsen. Denkschrift der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien. Bd. III. 1851.

Huss, Beiträge zur Entwickelung der Milchdrüsen beim Menschen und bei den Wiederkäuern. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. VII. 1873.

Gegenbaur, Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugetiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. VII. 1873.

Gegenbaur, Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugetiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. 1875.

A. Koelliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen. 1879.

A. Koelliker, Grundriss der Entwickelungsgeschichte. 1884.

Th. Koelliker, Beiträge zur Kenntnis der Brustdrüse. Verhandlungen der Würzburger physikalisch-medizinischen Gesellschaft. N.F. Bd. XIV. 1879.

Klaatsch, Zur Morphologie der Säugetier-Zitzen. Morphologisches Jahrbuch. Bd. IX. 1884.

Rein, Untersuchungen über die embryonale Entwickelungsgeschichte der Milchdrüse. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XX und XXI. 1882/83.

Klaatsch, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Teil. Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. In: Semon, Forschungsreisen in Australien etc. Jenaische Denkschriften, V. 1895.

Bonnet, Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Bonnet und Merkel. Bd. II. 1892.

O. Schultze, Über die erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anatomischer Anzeiger. Bd. VII. 1892.

O. Schultze, Milchdrüsenentwickelung und Polymastie. Sitzungsberichte der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. Jahrgang 1892.

O. Schultze, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Milchdrüsen. Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. N.F. Bd. XXVI. 1893.

H. Schmidt, Über normale Hyperthelie menschlicher Embryonen. Anatom. Anzeiger. Bd. XI. 1896.

H. Schmidt, Über normale Hyperthelie menschlicher Embryonen und über die erste Anlage der menschlichen Milchdrüsen überhaupt. Morphologische Arbeiten, herausgegeben von Schwalbe, Bd. VII, Heft 1.

Kitt, Zur Kenntnis der Milchdrüsenpapillen unserer Haustiere. Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin und vergleichende Pathologie. Bd. VIII. 1882.

Fürstenberg, Die Milchdrüsen der Kuh. 1868.

Kallius, Ein Fall von Milchleiste bei einem menschlichen Embryo. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. 1897.

Bezüglich weiterer Litteraturangaben verweise ich auf:

Bonnet, Die Mammarorgane etc., pag. 604 ff.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Gesäuge eines männlichen Rindsembryo von 28 cm Scheitelsteisslänge. Auf der rechten Seite findet sich eine serial und kaudalwärts von der letzten ausgebildeten Zitze (z_3) stehende Pseudo-Zitze (a).

Fig. 2. Gesäuge eines männlichen Rindsembryo von 24 cm Scheitelsteisslänge. Auf beiden Seiten liegt je eine serial angeordnete Pseudo-Zitze (a_1 u. a_2) kaudalwärts von dem letzten Paar normaler Zitzen (z_3 und z_4).

Fig. 3. Gesäuge eines weiblichen Rindsembryo von 50 cm Scheitelsteisslänge mit einer Pseudo-Zitze (a_1) auf der rechten und einer Mikro-Mamma (a_2) auf der linken Seite; beide liegen kaudalwärts von dem letzten typischen Zitzenpaar.

Fig. 4. Gesäuge eines männlichen Rindsembryo von 65 cm Scheitelsteisslänge. Auf jeder Seite, kaudalwärts von dem letzten Zitzenpaar, liegt eine typische Mikro-Mamma (a_1 und a_2).

Fig. 5. Gesäuge eines männlichen Rindsembryo von 58 cm Scheitelsteisslänge mit 2 Paaren biserial symmetrisch angeordneter Pseudo-Zitzen (a_1, a_2, a_3, a_4), von denen das letzte Paar (a_3 und a_4) bereits auf der gerunzelten Haut des Scrotum liegt.

Fig. 6. Gesäuge eines männlichen Rindsembryo von 37 cm Scheitelsteisslänge mit einer linksseitig gelegenen interkalierten Pseudo-Zitze (a).

Fig. 7. Gesäuge eines männlichen Rindsembryo von 70 cm Scheitelsteisslänge, welches sowohl auf der rechten als auch auf der linken Seite je eine interkaliert stehende Pseudo-Zitze (a_1 und a_2) aufzuweisen hat.

Fig. 8. Gesäuge eines männlichen Rindsembryo von 19 cm Scheitelsteisslänge. Auf der rechten Seite findet sich eine interkalierte (a_1), auf der linken Seite eine kaudalwärts von der letzten normal entwickelten Zitze (z_4) stehende Pseudo-Zitze (a_2).

Fig. 9. Gesäuge eines weiblichen Rindsembryo von 42 cm Scheitelsteisslänge mit einer linksseitigen interkalierten Pseudo-Zitze (a_3) und zwei Mikro-Mammae (a_1 und a_2), die rechts und links kaudalwärts von den beiden letzten normalen Zitzen (z_3 und z_4) liegen.

Fig. 10. Querschnitt durch die rechte Mikro-Mamma aus Fig. 4. Die Zitze wird durchsetzt von einem mit hohem mehrschichtigen Epithel ausgekleideten Strichkanal, der etwas geschlängelt zu den in der Tiefe liegenden Drüsen verläuft. In der Haut der Zitze fehlen alle Talg- und Schweissdrüsen. Im Stützgewebe der Zitze zahlreiche, z. T. erweiterte Gefässe und Züge glatter Muskelfasern (Seitz, Obj. 3. Oc. 1).

Fig. 11. Querschnitt der interkalierten Pseudo-Zitze in Figur 6. Die Pseudo-Zitze wird gebildet durch eine kleine undurchbohrte Cutiserhebung ohne Hautdrüsen und ohne Anlage von einer Mammartasche sowie von Milchdrüsen. Im Stützgewebe der gleiche Befund wie bei Fig. 10 (Seitz, Obj. 3. Oc. 1).

Fig. 12. Querschnitt durch die interkalierte Pseudo-Zitze (a_1) in Fig. 8. Das Bild ist im wesentlichen das gleiche wie Fig. 11; auffallend ist nur der neben den stark erweiterten Gefässen liegende ziemlich grosse lakunenartige Blutherd (b) (Seitz, Obj. 3. Oc. 1).

Aus dem anatomischen Institute der Jagellonischen Universität
in Krakau.

ÜBER DIE
GEFÄSSVERTEILUNG
in den
ZÄHNEN VON SÄUGETIEREN.

von

Dr. W. LEPKOWSKI,
Docent der Zahnheilkunde an der Jagellonischen Universität zu Krakau.

Mit 20 Figuren auf Tafel LI/LVIII.

Litteraturübersicht.

Die Veranlassung zur Untersuchung der feineren Verteilung der Gefässe in den Zähnen gab der Umstand, dass die meisten Lehrbücher der Histologie dieselbe nur sehr flüchtig und oberflächlich behandeln. Eine genauere Kenntnis der Gefässversorgung der Zähne ist meiner Meinung nach sowohl aus praktischen als auch theoretischen Gründen von Wichtigkeit. Ohne Zweifel bildet nämlich die Gefässversorgung und Verteilung die Grundlage der Entwickelung des ganzen Organs sowie der Ernährung seiner besonderen Gewebe.

Was die einschlägige Litteratur anbetrifft, so habe ich eine Monographie über die Blutgefässe der Zähne nicht aufgefunden. In den Lehrbüchern der Histologie finden sich nur kurze Bemerkungen und die dieselben erläuternden Abbildungen geben durchaus keine deutlichen Vorstellungen von der Gefässverteilung in der Zahnpulpa. Dieselben zeigen höchstens einige mit Blutkörperchen angefüllte Gefäss-Quer- oder Längsschnitte und einige Kapillaren, welche bei den üblichen Färbungsmethoden nur wenig hervortreten, geben uns aber kein deutliches Bild von dem Verlaufe und der reichen Verästelung der Gefässe, geschweige denn eine Aufklärung über ihre physiologische Bedeutung. Alle diesbezüglichen Befunde scheinen nur gelegentlich bei nach

anderen Richtungen hin unternommenen Untersuchungen gesammelt worden zu sein.

In den Lehrbüchern und Spezialarbeiten habe ich nur folgende Daten über die Gefässverteilung in der Pulpa und im Pericementium gefunden. Edward Lent (1) giebt in seiner Arbeit nur eine Abbildung der Pulpagefässe, welche in schematischer Weise ein Netz von Kapillaren darstellt. Nach v. Kölliker (2) ist die Pulpa embryonaler Zähne sehr gefässreich. Man erkennt dies schon makroskopisch an der roten Färbung der Pulpa. In jedem Zahnkeime befinden sich 3 bis 10 kleinere Arterien, aus denen schliesslich im Innern der Pulpa sowie dicht unter ihrer Oberfläche ein Netz von 0,009—0,013 mm breiten Kapillaren entsteht. An der Peripherie biegen dieselben schlingenförmig um und gehen dann in Kapillaren über. Die diese Verhältnisse illustrierende Figur stellt schematisch das Kapillarnetz an der Spitze der Pulpa eines embryonalen menschlichen Molarzahnes dar und ist der oben genannten Arbeit von Lent entnommen. Die Kapillaren reichen in der Figur bis an die Odontoblastenschicht heran.

Nach De Saran (3) stammen bei Menschen wie Tieren die Gefässe der Zahnpulpa weniger von den gewöhnlich angenommenen Bahnen, als von Gefässen her, welche vom Periost der Alveole aus, seitlich in die Zahnwurzel eintreten. Sie gehören ausschliesslich der freien Aussen- und Innenseite an und durchsetzen in der Regel jederseits zu 8 bis 10 Zement und Zahnbein in einer Strecke von 2 bis 3 mm zunächst der Wurzelspitze (Cit. aus Refer.).

Wedl (4) vergleicht das Periost des Zahnes mit demjenigen der Knochen und kommt zu dem Schlusse, dass sowohl hinsichtlich der Art der Nerven- als auch Gefässverteilung zwischen beiden ein wesentlicher Unterschied besteht. Wedl machte an injizierten und nicht injizierten und dann aufgehellten Kiefern die Beobachtung, dass sich im Periost des Zahnes in regel-

Fig. 1

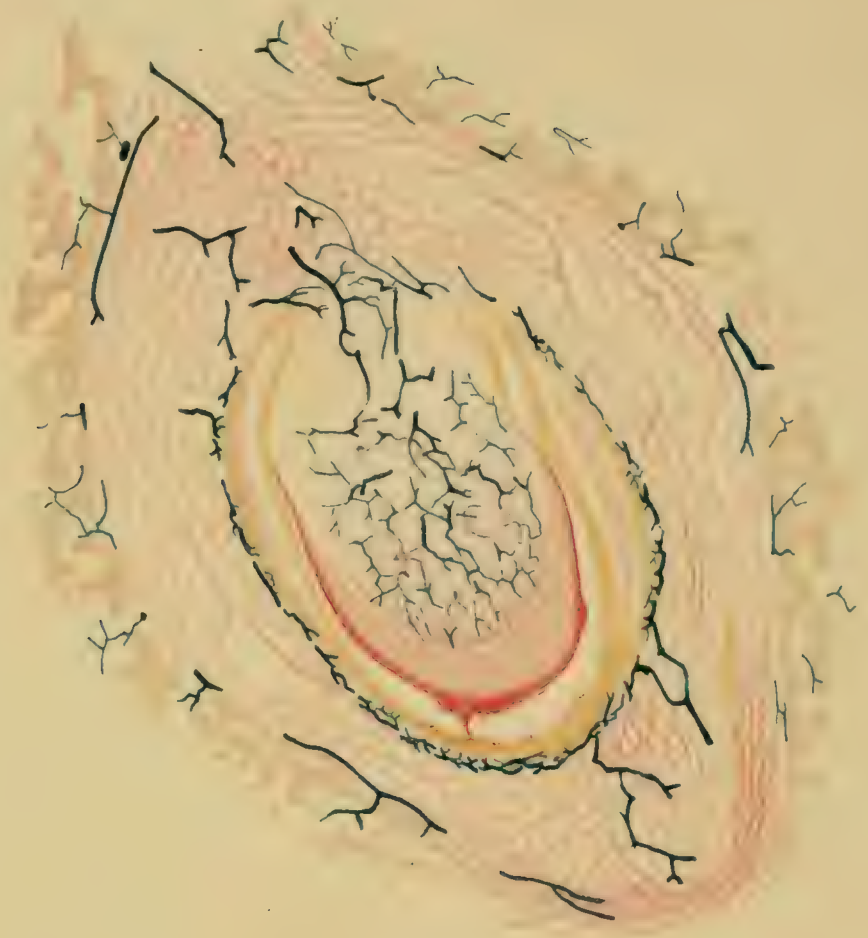
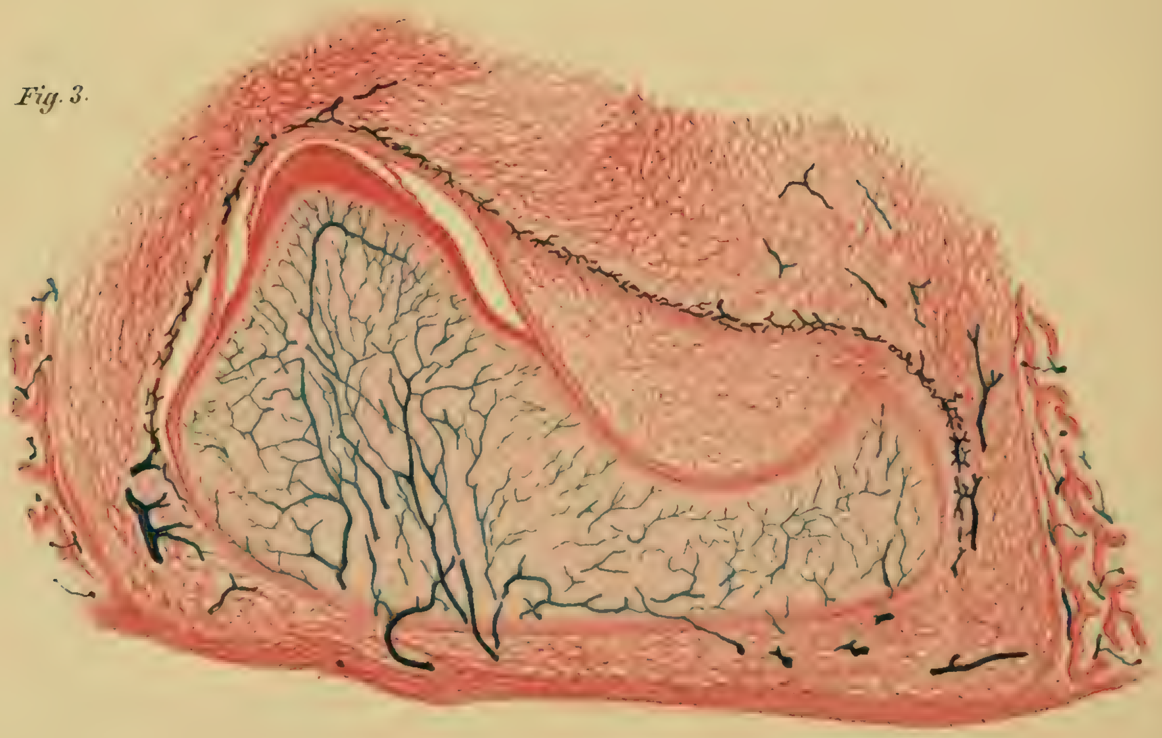
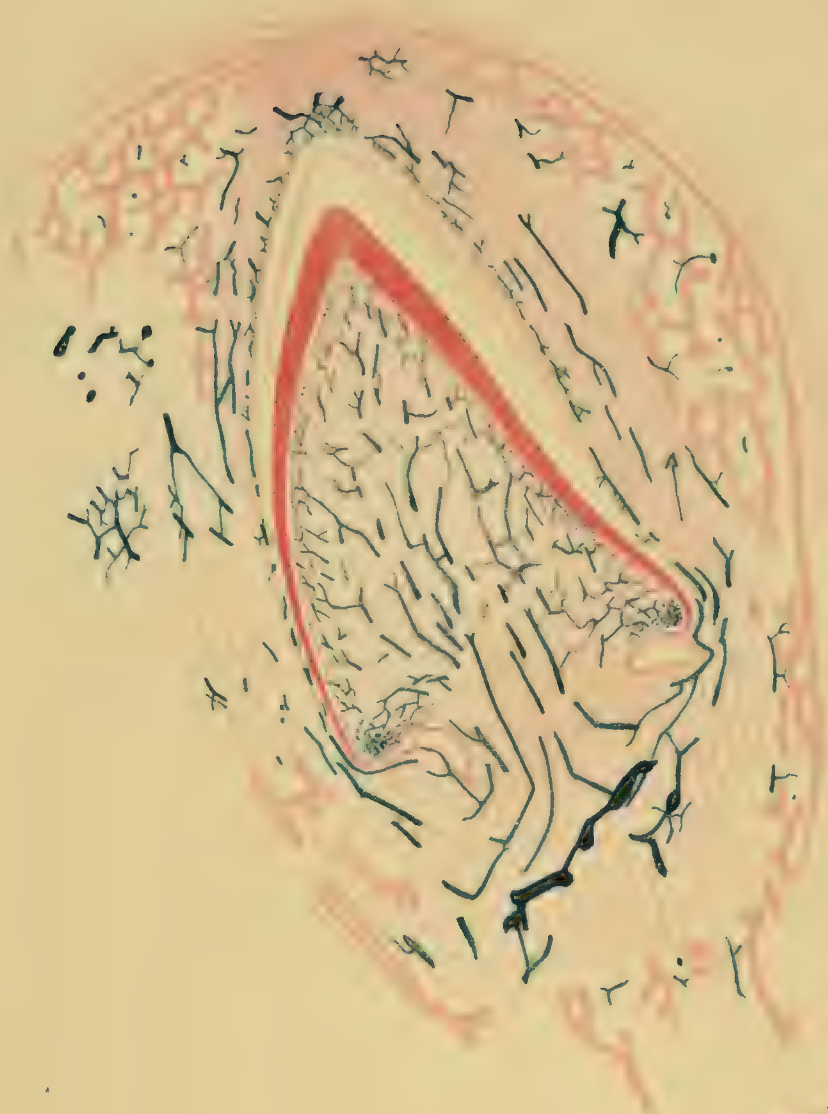
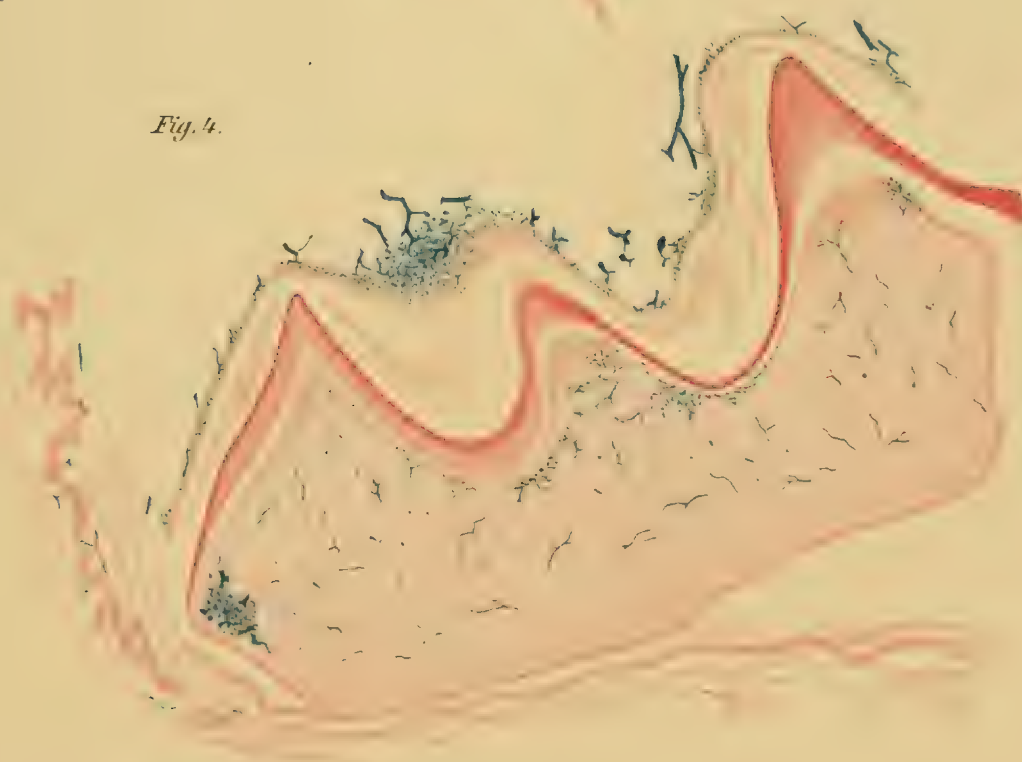


Fig. 3.



Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.


Fig. 2


Fig. 4.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

mässigen kleinen Zwischenräumen eiförmige oder kugelförmige Gefässknäuel von 0,1 - 0,2 μ befinden, welche von einer bindegewebigen Kapsel umhüllt werden. Die grössten derartigen Körperchen liegen an dem Halse der Molarzähne, dieselben fehlen dagegen an der Wurzel. Er sah die Knäuel, welche er mit den Malpighischen Körperchen in der Niere vergleicht, sowohl in Kiefern von Menschen als auch in denen von folgenden Tieren: Hund, Katze, Hase, Meerschweinchen. Nach seiner Meinung entstehen dieselben aus den das Knochenmark versorgenden Arterien und dienen als elastischer Apparat beim Kauakte. „Bei der Pression während des Kauaktes werden die dickwandigeren Arterien zumal dort, wo sie von einem elastischen bindewebigen Polster umhüllt sind, mehr Widerstand leisten, als die dünnwandigen Venen, welche mehr abgeflacht werden müssen und leicht ihren blutigen Inhalt in die weiten Knochenvenen entleeren können. Es versteht sich übrigens von selbst, dass hier diejenige Elastizität in Betracht kommt, welche die Physiker Druckelastizität nennen. Es muss sich der Querschnitt des Zahnes bei erfolgtem Druck während des Kauaktes vergrössern, welche Formveränderung nicht ohne Einfluss auf Zahnperiost und Alveolus denkbar ist. Um sich die Sache zu versinnlichen, braucht man ja bloss den Vorgang bei der Kompression einer Spiralfeder zu analysieren."

Aus der bindegewebigen Umhüllung der Knäuel können sich nach der Ansicht Wedls in pathologischen Fällen Cysten entwickeln.

Nach L. A. Weil (5) beschränken sich die Gefässe in ihrer Ausbreitung durchaus auf die Pulpa im engeren Sinne. „Über die Kortikalschicht der Pulpa hinaus in die basale Schicht der Membrana eboris hinein habe ich keine Gefässe sich erstrecken sehen." Die stärkeren Arterien und Venen halten sich mehr central. Entsprechend ihrem Verlaufe und ihrer Verzweigung, welche von der Wurzelspitze nach der Krone zu stattfinden, wird man

dieselben um so grösser und in geringerer Anzahl treffen, je mehr der Schliff gegen die Wurzelspitze zu entnommen wurde, umgekehrt werden wir um so mehr Gefässe finden, und werden dieselben ein um so kleineres Lumen besitzen, je mehr sich der Schliff dem Kronenende des Zahnes nähert. Die Gefässwände sind im Verhältnisse zu ihrer Weite ziemlich kräftig gebaut. Selbst an kleineren Arterien kann man noch eine Muskelschicht und Adventitia unterscheiden. Die Kapillargefässe bilden an der Oberfläche des engeren Pulpagewebes arkadenförmig gestaltete Anastomosen: der Scheitel, dieser Arkaden liegt in der Kortikalschicht der Pulpa. „Nur in einem Falle erblickte ich ein stärkeres Gefäss entlang dieser Kortikalschicht verlaufend, das ich für eine Vene halte, wenn auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass es sich in diesem Falle um ein Lymphgefäss gehandelt haben mag."

In dem Lehrbuche der Histologie von Toldt (6) finden wir nur folgende Bemerkung über die Pulpagefässe: Die durch die Spitze der Zahnwurzel eindringenden Blutgefässe lösen sich alsbald in ein dichtes, engmaschiges Kapillarnetz auf, welches in dem Bereiche der Pulpa völlig abgeschlossen ist und in die Hartgebilde des Zahnes nicht übergeht. Nur bei einigen Fischen z. B. den Hechtarten) dringen die Ausläufer der Pulpagefässe mit gabeligen Teilungen in das Zahnbein ein, ohne jedoch die ganze Dicke derselben zu durchsetzen (man spricht in diesem Fälle von einem Vasodentin).

Auch Metnitz (7) erwähnt in seinem Lehrbuche der Zahnheilkunde nur in Kürze die Gefässversorgung der Pulpa. Wir erfahren daraus nur so viel, dass die Pulpa das Blut aus der Arteria dentalis erhält, welche mit mehreren Ästen den Zahnkanal durchdringt. In der Pulpa selbst verlaufen die Gefässe fast geradlinig durch das Centrum derselben und geben dabei unter spitzen Winkeln zahlreiche Äste ab. Diese gehen schliesslich in Kapillaren über, deren Schlingen man unter der

Odontoblastenschicht noch deutlich erkennen kann. Bei der Beschreibung des Pericementium führt der gleiche Autor an, dass die Gefässe desselben in dreifacher Weise mit Nachbargefässen anastomosieren: 1. mit den Gefässen der Zahnalveolen, 2. mit den die Pulpa versorgenden Gefässen und 3. mit den Zahnfleischgefässen.

Nach v. Ebner (8) liegen die durch die Wurzelkanäle ein- und austretenden Arterien und Venen mitten im Pulpagewebe und verästeln sich hauptsächlich in der Längsrichtung des Zahnes. Die Arterien haben eine deutlich entwickelte Ringmuskulatur, verlaufen teilweise mit den Nerven, und sind oft in Furchen der Nervenstämmchen eingelagert. Die zahlreichen Kapillaren liegen grösstenteils sehr oberflächlich und reichen nicht selten bis in die Odontoblastenlage. Die Venen erscheinen am Querschnitte meistens als klaffende Lücken des Pulpagewebes; glatte Muskeln sind an ihnen nur da und dort zu sehen. Von Lymphgefässen der Zahnpulpa ist nichts Sicheres bekannt. Die Blutgefässe hängen mit den Gefässen des Zahnfleisches, ferner mit jenen zusammen, welche in den Markräumen der Alveolarwandungen sich befinden. Nahe der Wurzeloberfläche finden sich lang gezogene Kapillarmaschen, welche gegen die Wurzelspitze und den Zahnhals enger werden.

Bödecker (9) beschreibt in seinem nur die Anatomie und Pathologie der Zähne behandelnden Werke den Verlauf der Gefässe folgendermassen: „Die Zahnpulpa stellt den Rest des primären Zahnkeimes dar und füllt das Innere des Zahnes aus. Sie ist mit Nerven und Gefässe reich ausgestattet, welche an dem Wurzelende durch eine oder mehrere Öffnungen eintreten. Der Zahn wird von seiten der Pulpa und der das Zement bedeckenden Bindegewebsschicht derart genährt, dass ein Zahn, welcher der Pulpa verlustig gegangen ist, vom Pericementium aus ernährt, noch jahrelang sich erhalten kann. Bei Betrachtung eines Längsschnittes durch die Pulpa bei

schwacher Vergrösserung sieht man eine grosse Anzahl von markhaltigen Nervenfasern und Gefässen, die vorwiegend aus Kapillaren, zum geringen Teile aus Arterien und Venen bestehen. Oft findet man in einer Pulpa nur eine winzige kleine Arterie, eine sogenannte Arteriole, umgeben von Bündeln von Nervenfasern. Auf Querschnitten sieht man Arterien, Venen und Kapillaren, erstere quer getroffen, letztere nach verschiedenen Richtungen verlaufend. Die dem Werke Bödeckers beigefügte Abbildung stellt einen Querschnitt durch das Pulpagewebe eines Molarzahnes von einem 16 jährigen jungen Manne dar. In demselben sieht man die sehr spärlichen Gefässe bis an die Odontoblastenschicht verlaufen und dort in dem körnigen Pulpagewebe endigen. Gelegentlich der Beschreibung des Pericementiums führt Bödecker an, dass er zwei Arten desselben unterscheidet, nämlich Pericementium myxomatosum und fibrinosum. Das erstere trifft man bei ganz jungen Individuen an. Es wird von zahlreichen, vorwiegend kapillären Gefässen versorgt, unter denen auch Venen angetroffen werden. Dieselben treten in die Knochensubstanz der Alveole hinein und stehen somit in engem Zusammenhange mit den Gefässen der spongiösen Knochensubstanz. Das Pericementium fibrinosum ist weniger reich an Gefässen und tritt in höherem Alter zu Tage.

Die genauesten Angaben über die Pulpagefässe finden wir in der Arbeit von Erwin Hoehl (10). Nach diesem teilt sich die Arterie gewöhnlich sogleich nach ihrem Durchtritt durch das Foramen apicale in eine grosse Anzahl von Ästen, welche Seitenäste unter rechtem Winkel abgebend in paralleler Anordnung bis zum oberen Ende der Pulpa verlaufen. In der Regel teilen sich die Seitenäste fast unter einem Winkel von 180° und geben unter rechtem Winkel neue Äste ab. Diese anastomosieren in der Form von Arkaden mit einander und sind von Weil als Kapillaren beschrieben worden. Die zu dieser

Kategorie gehörigen Gefässe besitzen keine Muscularis mehr, obwohl dieselben von Hoehl als vorkapillares Netz bezeichnet werden. Hoehl findet nämlich, dass aus diesem Netze erst eigentliche, sich zwischen den Odontoblasten verästelnde Kapillaren entspringen, welche so dünn sind, dass dieselben eben nur noch für rote Blutkörperchen passierbar sind. Vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus betrachtet er diese Gefässe als Anfänge des Vasodentins. Aus den arteriellen Vorkapillaren und den eigentlichen Kapillaren geht das Blut in die venösen Vorkapillaren über. Letztere münden in Venen, welche dicht unter den arkadenförmigen Arterien liegen und schliesslich in die gröberen Venen, welche durch das Foramen apicale austreten. Wenn man annimmt, dass die Anzahl der sich in einem Organe bildenden Zellen im geraden Verhältnis zur Entwickelung und Ausdehnung des kapillaren Netzes steht, so tritt die Richtigkeit dieser Behauptung am deutlichsten in der Gefässverteilung der Pulpa zu Tage. Die in den ersten Entwickelungsstadien so zellenreiche Pulpa verliert ihren Zellenreichtum in dem Maasse als das Gefässnetz im Centrum schwindet.

Morgenstern (11) führt in seiner die Nerven der Zähne behandelnden Arbeit an, dass sich Kapillargefässe zwischen die Odontoblasten einzwängen und an der Grenze des Dentins blind endigen. Er untersuchte die Schneidezähne vom Kalbe. Dieselben wurden im Schnitte zerlegt und nach der Methode der Weigertschen Markscheidenfärbung gefärbt. Erst bei Anwendung starker Vergrösserungen konnte Morgenstern neben den Nerven die erwähnte Gefässanordnung wahrnehmen.

Die Methoden der Untersuchung.

Da von Injektionen mit den üblichen Leimmassen in Anbetracht des erschwerten Zutrittes zu den Gefässen der Pulpa sowie des kleinen Kalibers der Gefässe von vornherein kein Erfolg zu erwarten war, so machte ich zunächst Versuche mit der leicht flüssigen Ölmasse. Die Injektion gelang allerdings, doch stand ich von weiteren Versuchen mit dieser Injektionsmasse ab, weil ich mich überzeugte, dass die Weiterbehandlung der injizierten Zähne, d. h. die Härtung derselben in starkem Alkohol behufs Extraktion der ätherischen Öle stark kontrahierend auf die Zahnpulpa einwirkte. Um das Eindringen der Härtungsflüssigkeit zu erleichtern, konnte ich auch nicht die Kiefer in kleinere Stücke zerschneiden, weil die Ölmasse dann ausgeflossen wäre. Ausserdem machten noch zahlreiche Extravasate die Bilder undeutlich.

Unter diesen Umständen wandte ich mich den wässerigen Injektionsmassen zu und zwar mit bestem Erfolge dem leicht löslichen von Grübler bezogenen Berlinerblau. Von demselben wird eine möglichst konzentrierte Lösung angefertigt, filtriert und alsdann mit einem Quantum Glycerin versetzt, das dieselbe etwas dickflüssiger macht. Zur Injektion benutzte ich die vom Instrumentenmacher Katsch in München konstruierte Spritze mit federndem Metallkolben. Der präzisen Arbeit derselben verdanke ich die guten Erfolge meiner Injektionen. Meine Untersuchungen betrafen die Zähne von folgenden Tieren: Erwachsene und neugeborene Hunde, Kaninchen, Meerschweinchen und fast ausgetragene Embryonen vom Schwein. Die erwachsenen Hunde wurden zu Tode chloroformiert, alsdann exartikulierte ich den Unterkiefer und schnitt denselben samt Haut und den umgebenden Weichteilen heraus, um einerseits das Ausfliessen der Injektionsmasse durch die A. mentalis zu ver-

hindern, andrerseits um noch ein genügend langes Stück der A. alveolaris inf. behufs Einlegen der Kanüle zu erhalten. Hierauf injizierte ich unter mässigem Drucke die eine Hälfte des Unterkiefers so lange, bis sich das Zahnfleisch bis zum Frenulum linguae deutlich blau gefärbt hatte. Der gleiche Prozess wurde auf der andern Hälfte des Unterkiefers wiederholt. Die vollkommene Blaufärbung der Schleimhaut an den Unterkieferrändern liess auf eine gelungene Injektion schliessen. Alsdann wurden Haut und Weichteile bis auf das Periost abpräpariert, die Kieferäste möglichst genau in den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Zahnfächern mittelst einer Laubsäge in so viele Teile zersägt, als Zähne vorhanden waren, und die Stücke für 24—48 Stunden in Formalin gehärtet, welches zur Hälfte mit Wasser verdünnt wurde. Die Entkalkung erfolgte in 10 % mehrfach gewechselter Salpetersäure innerhalb 8—14 Tagen. Nach mehrtägigem Auswaschen der entkalkten Stücke in destilliertem Wasser wurden dieselben in 70 % Alkohol übertragen und in diesem zur Weiterbehandlung aufbewahrt. Letztere hing nun davon ab, ob die Pulpa zum Zwecke von Übersichtspräparaten in toto herauspräpariert, oder ob der Zahn mikrotomiert werden sollte. Ich verfuhr gewöhnlich in der Weise, dass ich aus der einen Hälfte des Unterkiefers die Pulpa aus den Zähnen herauspräparierte, während ich die andere Hälfte für Schnitte reservierte. Bei einiger Übung hat es durchaus keine Schwierigkeit mittelst eines scharfen Skalpells von einem entkalkten Zahne schichtweise soviel abzutragen, dass die Pulpa in ihrer ganzen Ausdehnung frei liegt. Dieselbe wird dann aus der Zahnhöhle vorsichtig herausgehoben, in bekannter Weise durch Alkohol entwässert, behufs möglichst starker Aufhellung in Nelkenöl übertragen und schliesslich in Kanadabalsam eingeschlossen. Bei Zähnen von sehr jungen Tieren, bei denen das Foramen apicale noch weit ist, ist das Verfahren einfacher und leichter. Ebenso braucht man bei den Zähnen

vom Kaninchen die Dentinschicht durch zwei Parallelschnitte in ihrer ganzen Länge nur zu spalten, das Dentin mittelst Pincetten etwas abzuheben, um dann die Pulpateile ohne Mühe herausziehen zu können.

Die Einbettung der Stücke in Celloidin musste mit grosser Sorgfalt vorgenommen werden. In Fällen, in denen ein Eindringen desselben in die Pulpahöhle nicht zu erwarten war, wurden die Stücke entweder der Länge oder der Quere nach mit einem scharfen Skalpell zerschnitten und darauf erst in sehr verdünnte Celloidinlösung eingelegt. In letzterer verblieben sie so lange, bis das Celloidin durch allmähliches Verdunsten schnittfähig geworden war. Falls es sich um Serienschnitte handelte, wurden dieselben, da sie ziemlich dick waren, der Reihe nach auf eine Nadel aufgespiesst und dann summarisch in Alaunkarmin gefärbt.

Die Kiefer kleiner Tiere, wie Kaninchen, Meerschwein und Embryonen injizierte ich von der Carotis communis der beiden Seiten aus und unterbrach die Injektion, sobald sich eine Blaufärbung der Sclera und der Ohrspitzen zeigte und der Widerstand in der Spritze merklich wurde. Die weitere Behandlung der Präparate vom Kaninchen und Meerschweinchen war mit der für Hundezähne beschriebenen identisch. Die Kiefer von neugeborenen Hunden und Schweinsembryonen wurden nach der Injektion in Perenyische Flüssigkeit zur Härtung und gleichzeitigen Entkalkung eingelegt, und dieselben hierauf in Alkohol übertragen. Die Färbung erfolgte alsdann entweder in toto mit Boraxkarmin, oder in Schnitten mit Alaunkarmin. Wegen der Weichheit der Knochen konnte man sich in diesen Fällen der Paraffineinbettungsmethode bedienen.

Von den einzelnen Zähnen wurden sowohl bei der Celloidin- wie auch der Paraffinmethode, soweit es nur möglich war, Serienschnitte angefertigt, welche zur Kontrolle der in toto aufbewahrten Pulpen dienen sollten.

Da bei Injektionen von Gefässen infolge zu starken Druckes oft und leicht Kunstprodukte erzeugt werden, die zu falschen Auffassungen Anlass geben, wie ich mich im Laufe der Arbeit selbst zu überzeugen Gelegenheit hatte, so versuchte ich mehrmals auf dem Wege der Autoinjektion der Gefässe mit roten Blutkörperchen Aufschlüsse zu erlangen. Die erzielten Resultate waren jedoch so wenig befriedigend, dass ich diese Methode der Untersuchung bald aufgab, zumal da ich bei der Durchsicht einer Reihe von Injektionspräparaten es bald lernte, die Artefakte von normalen Bildungen zu unterscheiden.

Die Gefässverteilung in embryonalen Zähnen.

I. Die Gefässe der Pulpa.

Meine diesbezüglichen Untersuchungen erstrecken sich über eine Serie von Entwickelungsstadien der Zähne von Hunde- und Schweineembryonen, welche ich im folgenden auch in genetischer Reihenfolge beschreiben will.

Sobald der aus der Zahnleiste sich bildende epitheliale Zahnkeim in die Tiefe gewuchert ist, und sich von der Zahnleiste abgeschürt hat, sprossen aus der Arteria maxillaris inferior Äste hervor, die in der in den Zahnkeim hineinwachsenden bindegewebigen Papille sich ausbreiten.

Auf Fig. 1 sehen wir 3 in das Centrum des Zahnkeimes eintretende Gefässe. Dieselben zerfallen alsbald in ein Netz von Kapillaren, welches, sich nach allen Richtungen hin ausbreitend, bis an die Dentinschicht heranreicht. Gröbere Gefässe sind in diesem Stadium bereits öfters in den centralen Partien der embryonalen Pulpa anzutreffen.

Gleichzeitig ist von aussen der ganze Zahnkeim von einem Netze von Kapillaren umhüllt worden, welche ihren Ursprung aus den Gefässen der sich eben bildenden spongiösen Knochensubstanz nehmen. Zwischen den die Umhüllung des Zahnkeimes kranzartig umgebenden Gefässen und dem Gefässsystem der Pulpa besteht ein inniger Zusammenhang.

In dem in Fig. 2 abgebildeten späteren Entwickelungsstadium ist die Form des Zahnes bereits vollkommen ausgebildet. Aus der bindegewebigen Zahnkapsel verlaufen die Gefässe bogenförmig um den unteren Rand des Zahnkeimes in das Innere der Pulpa. Auch hier bemerkt man noch Anastomosen mit den eigentlichen Pulpagefässen, welche aus dem in der Tiefe liegenden Hauptstamme zur Pulpa aufsteigen. Zum erstenmale sehen wir hier zugleich eine schärfere Grenze zwischen den gröberen, in den centralen Teilen der Pulpa gelegenen Gefässen und dem feinen an ihrer Peripherie ausgebreiteten Kapillarnetze gezogen. Letzteres zeichnet sich besonders an dem unteren Rande des Zahnkeimes durch einen ausserordentlich dichten plexusartigen Bau aus.

Bevor ich mich jedoch auf die Beschreibung und die Bedeutung dieser eigentümlichen Anhäufung von Gefässen einlasse, möchte ich noch in wenigen Worten auf die Anzahl der in die Pulpa eintretenden Gefässe hinweisen. Es ist gewiss sehr auffallend, dass die während der verschiedenen Entwickelungsstadien mit Gefässen so reich ausgestattete Pulpa von nur so wenigen Zuflussgefässen an ihrer Basis respektive dem primären Wurzelkanal versorgt wird. Ein Blick auf Fig. 1, 2 und 3 zeigt dies in überzeugendster Weise. Fig. 3 ist aus 6 Schnitten rekonstruiert und stellt einen Durchschnitt durch einen Molarzahn eines Schweineembryos dar. Allerdings muss hier zugefügt werden, dass das Präparat, nach welchem die Abbildung entworfen worden ist, nicht vollkommen injiziert war, da bei der Betrachtung desselben mit starken Vergrösserungen noch zahl-

reiche leere Kapillaren anzutreffen sind. Dennoch tritt die Gefässverteilung auch hier ganz charakteristisch hervor. Entsprechend den beiden Zahnhöckern sehen wir hier nicht eine Gruppe, sondern ebenfalls zwei Gruppen von gröberen Gefässen, welche an der Basis gesondert in die Pulpa eindringen, sich daselbst verzweigen und mit den Gefässen des Nachbargebietes anastomosieren. In Anbetracht dieser Thatsache drängt sich hier der unter anderen auch von Dybowski ausgesprochene Gedanke auf, dass die Höckerzähne der höheren Wirbeltiere durch Verschmelzung der bei niederen Wirbeltieren bestehenden Kegelzähne entstanden seien. In dem beschriebenen Falle hat jeder Höcker seine eigenen zuführenden Gefässe und sein eigenes Kapillarnetz, das sich erst sekundär mit dem des Nachbargebietes verbindet.

Bei Berücksichtigung dieser Befunde dürfte der Schluss, dass jeder Keim ursprünglich völlig isoliert gewesen ist, einige Berechtigung haben. Möglicherweise geben meine Befunde eine weitere Stütze für die Hypothese Dybowskis ab, doch wären dann jedenfalls noch besondere Untersuchungen erforderlich.

Kehren wir nun nach dieser Abschweifung zu unserer Beschreibung der Gefässausbreitung zurück. In Fig. 4, welche ebenfalls einen embryonalen Molarzahn des Schweines darstellt, sehen wir ausser der Gefässanhäufung am linken unteren Rande des Zahnes noch unter jedem Höcker ein dichteres Netz von Kapillaren. Unmittelbar unter jeder Dentinspitze können wir ferner eine ziemlich dicke Zellenschicht wahrnehmen, die bei der Lupenvergrösserung, wie sie zu dieser Zeichnung benutzt wurde, als dunklere Schattierung hervortritt. Dieselbe besteht aus Odontoblasten, welche hier in grösserer Anzahl aufgehäuft sind, weil an diesen Stellen zum Aufbau der dicken, die Spitze eines Höckers bedeckenden Dentinschicht eine grössere Arbeitsleistung erforderlich ist, als in den Thälern zwischen den Höckern.

Im gleichen Verhältnisse ist auch das den Odontoblasten folgende kapilläre Gefässsystem entwickelt. Hierdurch findet die von Erwin Hoehl ausgesprochene Ansicht ihre Bestätigung, dass nämlich der Gefässreichtum eines Organes direkt abhängig ist von der Anzahl der dasselbe bildenden Zellen. Doch bezieht sich diese Behauptung nicht allein auf die Gefässausbreitung in den sich entwickelnden Höckern. Bei der Beschreibung von Fig. 2 und auch Fig. 4 erwähnte ich die plexusartige Gefässanordnung am unteren Rande des Zahnkeimes, also an den Stellen, wo das die Dentinschicht bildende Gewebe unter einem spitzen Winkel in das basale Pulpagewebe übergeht. Wir begegnen diesem Gefässplexus in allen Serienschnitten des gleichen Zahnkeimes sowie an allen in der Entwickelung weiter fortgeschrittenen Zahnkeimen, und zwar bis zu dem Stadium, in welchem sich die Bildung der Zahnwurzel vollzogen hat. Ich hatte Gelegenheit diese Fakta an den Zähnen von Hunde- und Schweineembryonen zu verfolgen. Vor allem ist die Lage dieses Gefässplexus bemerkenswert. Stets befindet er sich an oben genannter Stelle, nämlich am freien scharfen Rande des Zahnkeimes. Bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen erhalten wir von jenen Stellen folgendes Bild: In dem gleichen Masse, als sich die in den übrigen Teilen des Zahnes verhältnismässig dicke Dentinschicht gegen den Rand des Zahnes verjüngt, nimmt die Schicht der Odontoblasten an Dicke zu, wie man deutlich aus dem in Fig. 5 dargestellten Präparate ersehen kann.

Gleichzeitig gewinnt auch das dort ausgebreitete Kapillarnetz bedeutend an Dichtigkeit und deutet hiermit auf die an diesen Stellen gesteigerte Arbeitsleistung hin. Verfolgen wir die verschiedenen Schichten weiter nach der Basis des Zahns, so sehen wir zunächst das Zahnbein verschwinden, dagegen die Odontoblasten an Menge und die Gefässe an Dichtigkeit zunehmen. Weiterhin schwinden auch die Gefässe und es bleiben nur noch die Odontoblasten übrig, deren Schicht sich ver-



Fig. 5.

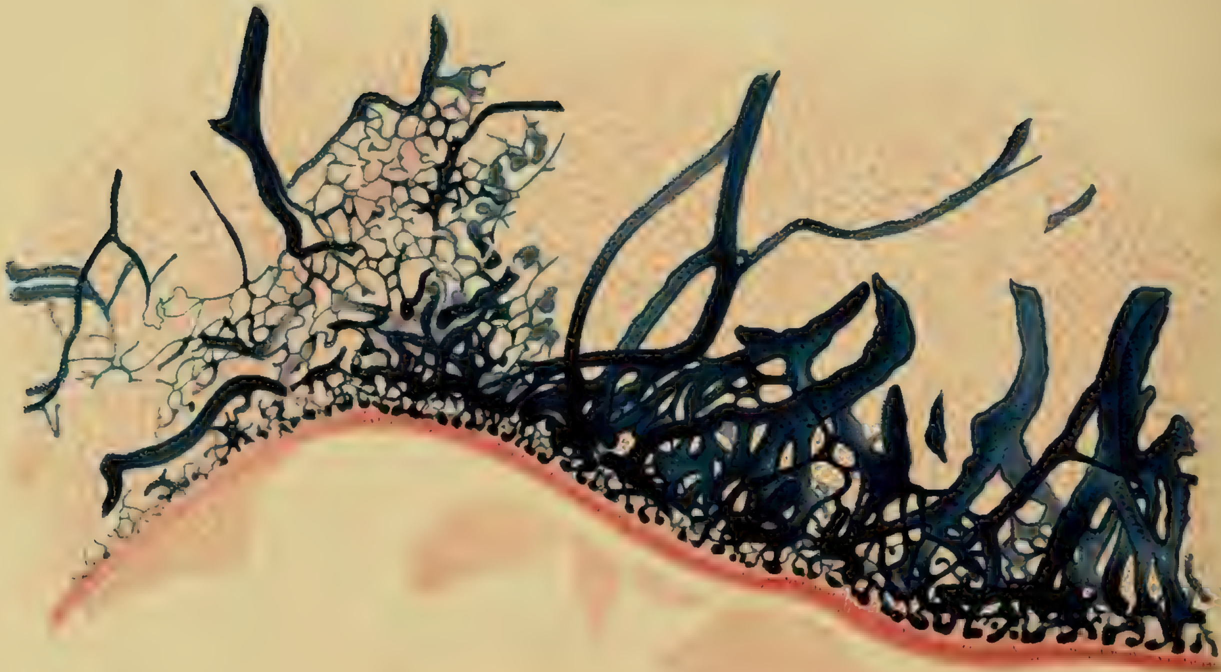
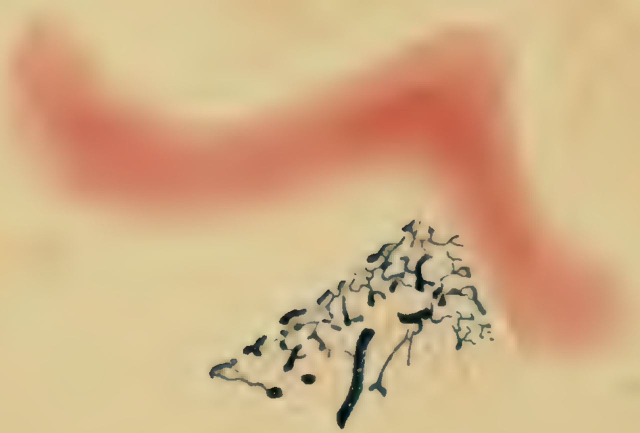
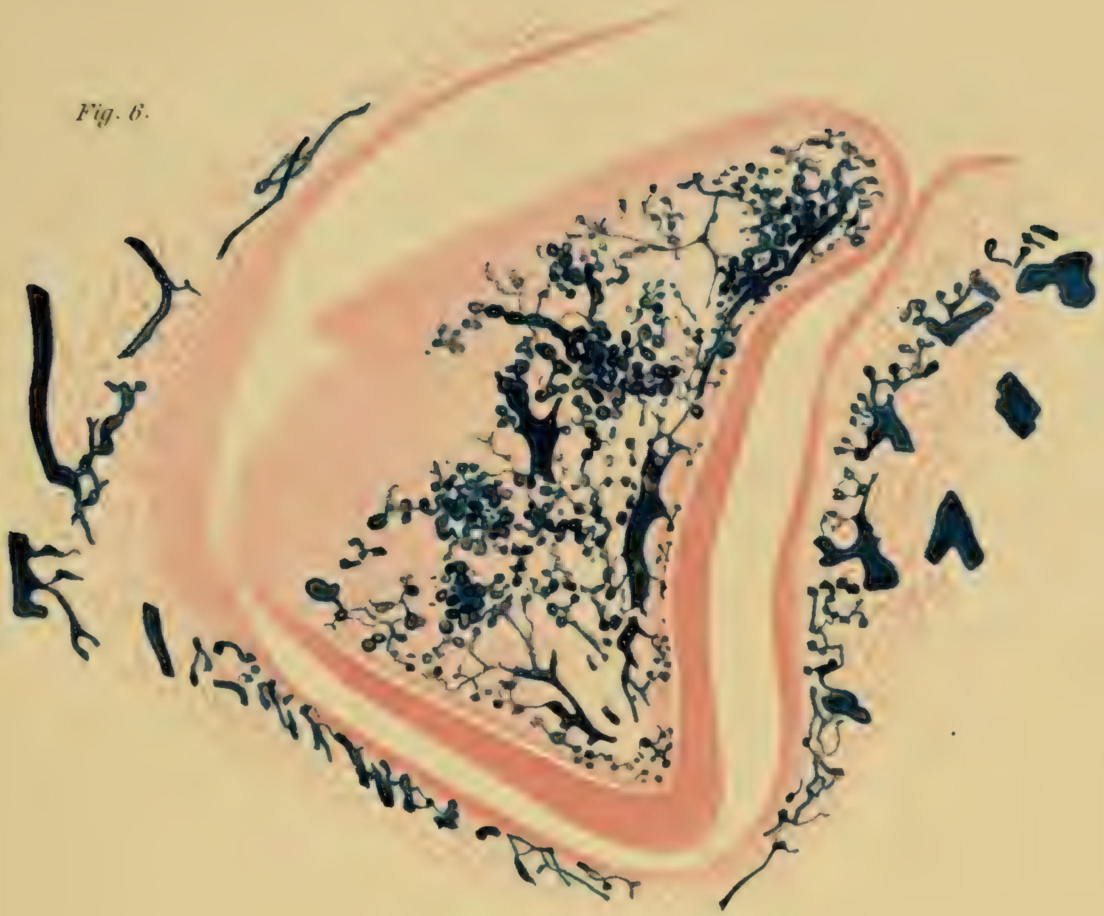
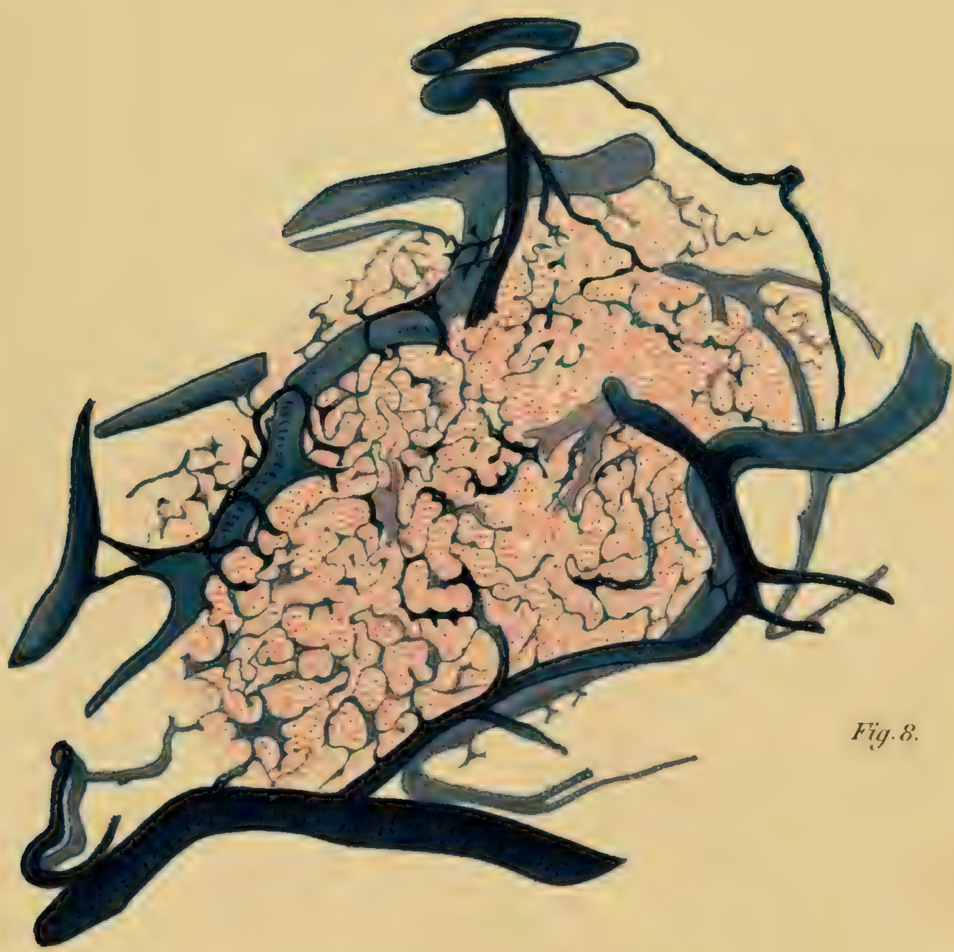


Fig. 7.



Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.


Fig. 6.


Fig. 8.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

schmälert und auflockert. Schliesslich verschwinden auch diese. Das Aussehen jener plexusartig angeordneten Kapillaren ist sehr charakteristisch und abweichend von den sonst in Injektionspräparaten angetroffenen Bildern. Im Verlaufe und an den Kreuzungspunkten bestehen lakunenartige Erweiterungen, die keineswegs künstlich durch zu starken Injektionsdruck hervorgebracht sind, da sie nur an diesen Stellen, an den Zahnhöckern und, wie wir später sehen werden, an den Endschlingen der Gefässe unmittelbar unter dem Dentin vorkommen, nicht aber an den Kapillaren im übrigen Pulpagewebe. Besonders deutlich treten diese eigentümlichen Bildungen auch in Fig. 6 zum Vorschein. Hier ist der Schnitt schräg durch die Zahnbasis hindurchgeführt und hat den Gefässplexus in seiner ganzen Ausdehnung getroffen. Auf der rechten Seite sieht man einen grossen, von quer geschnittenen Odontoblasten eingenommenen Raum, während auf der linken Seite das Gefässnetz noch von einem Saume von Odontoblasten und Dentin umgeben angeschnitten ist. Nach aussen liegen die Gefässe des Pericementiums. Ziehen wir die Bedeutung der mitgeteilten Befunde über die Lokalisation und das Aussehen der Gefässe in Erwägung, so kommen wir zu folgenden Schlüssen: Die Dentinschicht wächst durch Apposition von neuem Materiale an der Basis in die Länge, in den Höckern in die Dicke. Dieses Wachstum steht in geradem Verhältnisse zur Menge der dort angehäuften Odontoblasten, welche ihrerseits von der Dichtigkeit des Kapillarnetzes abhängt. In anderer Weise kann ich mir die Anhäufung der Odontoblasten an genannten Stellen nicht erklären, denn ihnen allein fällt die Aufgabe der Dentinbildung zu. Es würden demnach die sich bei der Formenbildung des Zahnes abspielenden Vorgänge, wie Fig. 5 und 6 darthun, in folgenden genetischen Zusammenhang zu bringen sein: Zunächst entsteht in dem noch lockeren Bindegewebe ein Netz von

Kapillaren. Unter dem Einfluss der reichlicheren Ernährung beginnen die Zellen der Pulpa stärker zu wuchern und sich zugleich in regelmässige Reihen aufzustellen und schliesslich fangen diese Zellen an, Dentin zu bilden. Unter dem Einflusse der stellenweise stärker sich entwickelnden Gefässe, unter den Höckern und an der Wachstumsgrenze, wuchern auch die Odontoblasten stärker und liefern auch ein reichlicheres Material zum Aufbau des Zahnes.

II. Die Gefässe der bindegewebigen Umhüllung des embryonalen Zahnes.

Bei der Beschreibung von Fig. 1 und 2 erwähnte ich den Kranz von Gefässen, welcher das Zahnsäckchen umgiebt. Derselbe steht in innigem Konnex mit den Gefässen der Zahnpulpa und nimmt seinen Ursprung aus den interalveolaren Arterien, welche die spongiöse Knochensubstanz versorgen. Bei Lupenvergrösserung sehen wir eine grosse Anzahl von gröberen an das Zahnsäckchen herantretenden Gefässen. Dieselben zerfallen daselbst in ein engmaschiges Kapillarnetz, welches sich, wie aus Fig. 4 bei Lupenvergrösserung zu ersehen ist, mit scharfem Rande an der dunkler gefärbten Zellschicht ausbreitet. Bei Anwendung einer stärkeren Vergrösserung erkennen wir in dieser Randschicht schlingenförmig umbiegende und unter einander anastomosierende Kapillaren, welche sich dicht an die reihenweise angeordneten und cylinderförmigen Zellen des Schmelzorganes anlehnen. Die Grenze zwischen Gefässen und Zellen ist äusserst scharf. Niemals habe ich selbst bei Anwendung starker Systeme ein Eindringen von Gefässschlingen zwischen die Schicht der Zellen beobachten können, auch war es mir nicht möglich, irgend welche bindegewebige Umhüllung an den Gefässschlingen, deren Existenz nach Analogie der

Gefässknäuel in der Niere von Wedl behauptet wird, wahrzunehmen. Auch auf Tangentialschnitten, von denen ein solcher in Fig. 8 dargestellt ist, ist nicht die geringste Spur von knäuelartigen Bildungen vorhanden. Wir sehen hier den Hintergrund des Bildes aus Querschnitten der Schmelz bildenden Zellen gebildet. Auf letzteren breitet sich ein zartes und ziemlich regelmässig angeordnetes Netz von Kapillaren aus. Über demselben liegen erst die gröberen Gefässe, welche in den mittleren Teilen der Fig. 8 nur deswegen nicht sichtbar sind, weil sie an dieser Stelle weggeschnitten worden sind, dagegen treten dieselben an der Peripherie in vollkommener Ausdehnung zu Tage. Welcher Kategorie von Gefässen diese gröberen Stämmchen angehören, vermag ich mit Bestimmtheit nicht anzugeben, weil die Beschaffenheit der Wandung trotz der Färbung des Präparates nur schwer zu erkennen ist. Bei der Injektion durch die Arteria carotis communis waren in diesem Falle sowohl Arterien als auch Venen mit Injektionsmasse gefüllt, da die blaue Injektionsmasse schliesslich durch die Venen abfloss. Aus der Breite der Gefässe, sowie aus ihrem eigentümlich gekrümmten Verlaufe glaube ich daher vermuten zu dürfen, dass es sich hier um Venen handelt. Hinsichtlich der Verteilung derselben wäre ferner noch zu bemerken, dass die gröbsten Gefässe und das dichteste Kapillarnetz sich über den Höckern des embryonalen Zahnes befinden. Dieser Umstand sowie das dichte Kapillarnetz über den schmelzbildenden Zellen überhaupt legt uns wiederum den Gedanken nahe, dass die Gefässe bei der Bildung des Schmelzes wesentlich Anteil nehmen und dass namentlich dort, wo mehr Substanz geliefert werden soll, auch die Gefässe stärker in den Vordergrund treten. Wir brauchen nur einen Längsschliff durch einen entsprechenden Molarzahn zum Vergleiche heranzuziehen, um uns zu überzeugen, dass sich an den Höckern desselben die dickste Schmelzschicht vorfindet. Bei fortschreitendem Wachstum des embryonalen Zahnes schwindet allmählich das

Gefässnetz über der Krone und obliteriert gänzlich, wenn der Zahn durchschneidet (Fig. 11). Es erhalten sich die Gefässe dann nur noch an den Seitenteilen des Zahnes, wo dieselben in die Gefässe des Zahnfleisches übergehen. Der tiefere Teil des embryonalen Gefässkranzes kommt dann in die Alveole zu liegen und hat die Aufgabe, das junge Pericementium zu versorgen. Eine Gesamtübersicht über die mitgeteilten Verhältnisse geben die 3 Serienschnitte durch den Hakenzahn des Schweineembryos in den Fig. 9, 10, 11, von denen die erste das Kapillarnetz auf den quergeschnittenen schmelzbildenden Zellen, die zweite die gröberen Gefässe und bereits einen Dentinabschnitt und die dritte einen Durchschnitt durch den Zahn und seine Alveole darstellt. Infolge der Krümmung des Zahnes sind die Gefässe des Pericementiums hier im Schnitte nicht getroffen worden, doch unterscheiden sich dieselben in nichts von anderen Gefässen, wie die Betrachtung der Fig. 20 lehrt. Ich kann somit die Angaben Wedls an embryonalen Zähnen wenigstens nicht bestätigen, und weichen seine Befunde von den meinigen in folgenden Punkten ab:

1. Wedl findet die grössten und zahlreichsten Gefässe in der Gegend des Zahnhalses; in meinen Präparaten liegen dieselben über der sogenannten Schmelzpulpa.

2. Nach Wedl bilden die Gefässe Knäuel oder Glomeruli. Ich kann die Existenz derartiger Bildungen nicht bestätigen, finde vielmehr nur einfache Gefässschlingen.

3. Jeder seiner Knäuel soll ferner von einer bindegewebigen Kapsel eingeschlossen sein. Ich bestreite die Existenz dieser Kapseln ebenso wie die der Knäuel.

4. Wedl sieht ferner die Gefässe als Arterien an, während dieselben mir mehr den Eindruck von Venen machen.

Nach diesen Ausführungen lassen sich auch die von Wedl aus seinen Befunden gezogenen Schlüsse betreffs der Aufgabe

Fig. 9.

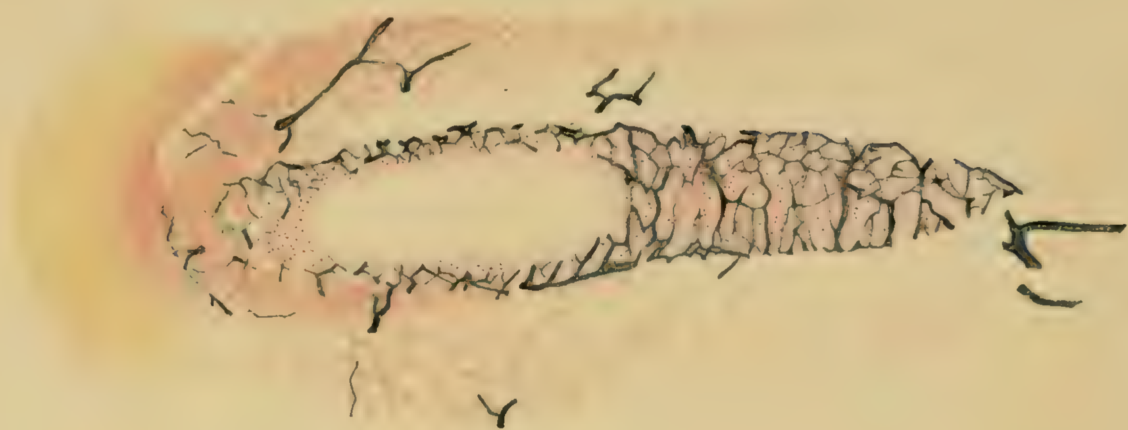


Fig. 10.

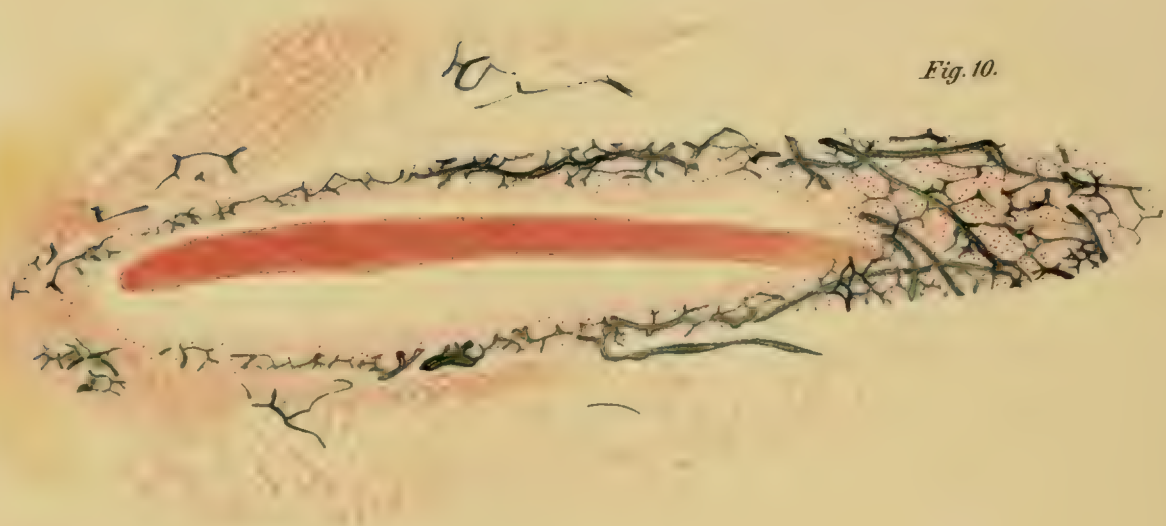
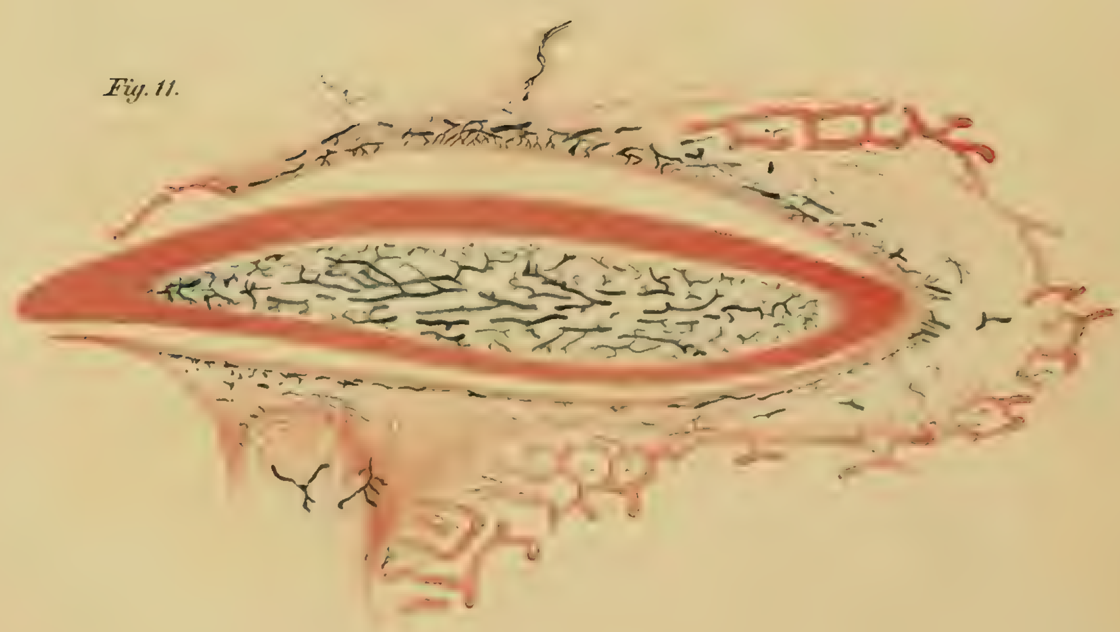


Fig. 11.



Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.

Fig. 12.

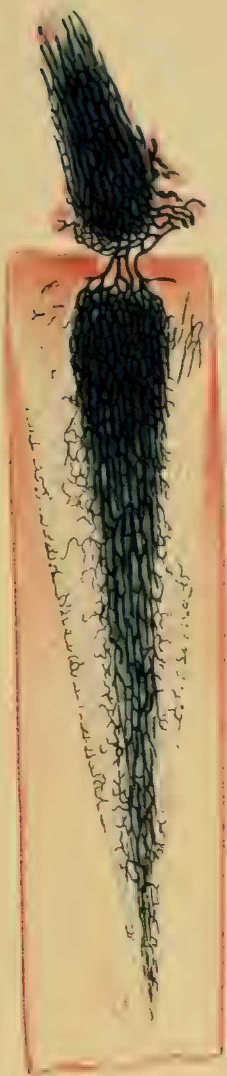


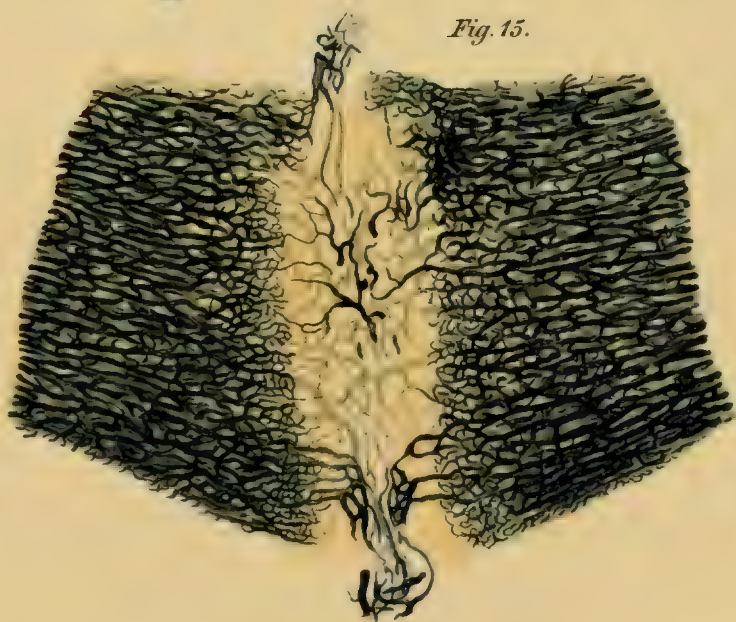
Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



Verlag von J.F. Bergmann, Wiesbaden.

der Glomeruli nicht mehr aufrecht erhalten. Der Verlauf und die Ausbreitung der Gefässe weisen vielmehr darauf hin, dass sie einesteils eine wichtige Rolle bei der Schmelzbildung spielen, andererseits der Ernährung des Pericementiums dienen, nicht aber als Polster zur Verminderung des Druckes auf die Zahnalveolen.

III. Die Gefässverteilung in den Zähnen von erwachsenen Tieren.

In der folgenden Beschreibung der Gefässverteilung in den Zähnen von erwachsenen Tieren führe ich zunächst meine Untersuchungen an den Zähnen der Nager an, trotzdem ich mit denselben der Zeit nach die vorliegende Arbeit abgeschlossen habe. Ich thue dies jedoch aus dem Grunde, weil nach meiner Meinung die Gefässe in den Zähnen der Nager abgesehen von einer Komplikation untergeordneter Art derartig einfache Verhältnisse zeigen, dass eine Beschreibung dieser zugleich ein leicht übersichtliches Bild der Verteilung und Bedeutung der Gefässe in den Zähnen im allgemeinen giebt.

Der Bau der Molarzähne des Kaninchens ist an anderen Orten von verschiedenen Autoren zwar hinreichend klar beschrieben, doch bin ich genötigt an dieser Stelle etwas genauer darauf einzugehen, um meine Befunde über die Gefässerteilung anschaulicher machen zu können. Im grossen und ganzen kann man sich einen Molarzahn des Kaninchens in Gestalt eines schmalen Buches vorstellen, dessen Rücken den Lippen und dessen Blätterseite der Zunge zugekehrt wäre. Auf der Zungenseite des Zahnes befindet sich nun dort, wo im Buche die Blätter liegen, eine Einfaltung, welche von den beiden Seitenflächen ausgeht. Diese Einfaltung ist so tief, dass sie die innere Fläche des Rückens berührt und auf diese Weise die

Zahnhöhle in zwei Seitenfächer sondert. Ausserdem befindet sich in der Falte ein spaltförmiger Raum, welcher dadurch entstanden ist, dass die beiden Blätter der Falte sich nur an dem der Zunge zugekehrten Rande berühren. Die Wand des Zahnes wird von einer inneren Dentin- und äusseren Schmelzschicht gebildet, von denen jede ohne Unterbrechung in die Faltenwände übergeht. Wir würden demnach in der Mitte des Rückens des Zahnes auf dem Querschnitte die verschiedenen Schichten in folgender Reihenfolge zu Gesicht bekommen: nach aussen die den Zahn begrenzende Schmelzschicht, weiterhin die die eigentliche Substanz des Zahnes bildende Dentinschicht, ferner die Dentinschicht der Falte und schliesslich die Schmelzschicht der Falte. Der Zahnkanal ist an der Zahnbasis weit geöffnet. Weiterhin wird durch die Einfaltung das Lumen in zwei Teile geteilt, welche die Pulpahöhlen des Zahnes darstellen. Die Gestalt einer jeden ist mit einem von vorn nach hinten flachgedrückten Kegel vergleichbar. Die Pulpa des Zahnes entspricht hinsichtlich ihrer Form genau den eben beschriebenen Räumen, bestände demnach aus einem einheitlichen Basalstücke und zwei kegelförmigen, aus diesem sich erhebenden Seitenteilen.

Die aus dem in der Tiefe gelegenen gemeinschaftlichen Stamme aufsteigenden Gefässe treten in zahlreichen Bündeln in den Zahnkanal und von dort in die Pulpahöhlen. Mit ausserordentlicher Deutlichkeit tritt hier die Sonderung der Gefässe in centrale und periphere auf. Die centralen Gefässe sind gröber, verlaufen einander fast parallel und sind durch vielfache spitzwinkelig abgehende Anastomosen unter einander verbunden. Das Verhältnis der Arterien zu den Venen lässt sich an der Eintrittstelle der Gefässe in die Pulpa an Injektionspräparaten ziemlich genau feststellen. Die Arterien liegen nämlich mehr an der Peripherie, die Venen in der Mitte der Pulpa. Weiterhin in der Pulpa selbst bietet die Verzweigung

der Arterien und die Anordnung der Venen nichts Charakteristisches dar. Auch ist es bei der grossen Anzahl von Gefässen nicht mehr leicht, Arterien von Venen zu unterscheiden. In dem in Fig. 12 abgebildeten Präparate, welches die eine Hälfte des oberen Molarzahnes der rechten Seite eines jungen Kaninchens darstellt, sehen wir ein von der Basis zur Spitze aufsteigendes Bündel dicht gelagerter, fast paralleler Gefässe, welche erst gegen die Spitze zu, wo die Pulpaschicht dünner wird, deutlicher erkannt werden können. Ausserdem tritt in dem gleichen Präparate die Grenze zwischen den mehr im Centrum gelegenen gröberen Gefässen und den peripheren Kapillaren mit ausserordentlicher Schärfe zu Tage. Das gleiche Bild in noch grösserer Klarheit finden wir in Fig. 13, welche einen Längsschnitt durch die Pulpa des Kaninchens wiedergiebt. Hier gehen aus der gemeinsamen Basis zwei grosse Gefässkegel hervor, deren centraler Teil aus gröberen Gefässen bestehend sich deutlich von den peripheren Kapillaren abgrenzt. Die letzteren bilden eine dichtes, aber ziemlich regelmässiges Netz, welches bis unmittelbar an die Dentinschicht heranreicht und dort eine Zone etwas dickerer Gefässe bildet. Bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 14) tritt dieselbe etwas deutlicher hervor. Es liegt hier keineswegs ein durch höheren Injektionsdruck hervorgerufenes Artefakt vor, da ich diese Verbreiterung der Gefässe in der Randschicht in sämtlichen Präparaten und auch bei verschiedenen Tieren angetroffen habe.

Inmitten der beiden seitlichen Gefässkegel auf Fig. 13 sehen wir ferner einen dritten jenen parallelen Streifen von Gefässen, deren Anordnung jedoch von der in den Kegeln befindlichen wesentlich abweicht. Zwischen sehr reichlichen Kapillaren nehmen wir dort zahlreiche gröbere Gefässe von querem oder schrägem Verlaufe wahr. Ferner sehen wir nirgends eine Verbindung mit den an der Basis des Zahnes eintretenden Gefässstämmen. Auch an Pulpen, welche in toto aus den Zähnen herauspräpariert

sind, wie in Fig. 12 und 15, ist nirgends eine Spur von diesem Gefässkomplex zu entdecken. Welchen Ursprung hat also diese dritte Pulpa mit ihrer eigentümlichen Gefässverteilung?

Um diese Frage beantworten zu können, fertigte ich Serienschnitte von einem weiteren Molarzahne des Kaninchens senkrecht zu seiner Längsachse an und überzeugte mich, dass diese dritte Pulpa dem durch die Zahnfalte gebildeten Spaltraume angehört. Derselbe ist sowohl an der Zahnkrone wie auch an der Wurzel vollkommen von den andern Pulpahöhlen getrennt und dadurch, dass sich die Faltenränder an der Zungenfläche des Zahnes dicht aufeinanderlegen, auch von der Aussenwelt vollkommen abgeschlossen. Bei genauerer Durchsicht der Serienschnitte stellte es sich nun heraus, dass ziemlich ansehnliche Gefässe, aus den beiden seitlichen Pulpen stammend, die Dentinschicht an gewissen Stellen durchsetzen und die Kommunikation zwischen den drei Pulpen herstellen. In Fig. 16 und 17 sind diese Verbindungsgefässe dargestellt. Beide Figuren sind den erwähnten Serienpräparaten entnommen und geben nur einen Teil des Zahnquerschnittes wieder. In Fig. 17 sehen wir in den beiderseitigen Pulpen die Durchschnitte der zahlreichen centralen Gefässe. Die überwiegende Mehrzahl besteht aus Venen, die an dem Bau der Wandungen kenntlichen Arterien sind nur spärlich anzutreffen und in der vorliegenden Abbildung nicht sichtbar. Auch hier ist die Grenze zwischen den gröberen centralen und feinen peripheren Gefässen stellenweise scharf markiert. Von einer Pulpa zur andern erstreckt sich an der labialen Zahnfläche eine zweifache Dentinschicht, in welcher Gefässkanäle verlaufen. Diese vermitteln die Verbindung zwischen den beiden seitlichen Pulpen; fast in der Mitte dieser Kommunikationsgefässe entspringt unter einem rechten Winkel ein Gefässbündel, welches die innere Dentinschicht durchsetzend sich in die mittlere Pulpa einsenkt. Noch deutlicher giebt die Fig. 16 die Verbindungsgefässe zwischen den seitlichen Pulpen

wieder, doch entspringt hier das die dritte Pulpa versorgende Gefässbündel nicht in der Mitte, sondern seitlich aus der rechten Pulpa. Hiermit wäre die Gefässversorgung der dritten Pulpa klargelegt. Die Herkunft und Bedeutung derselben bleibt jedoch trotzdem noch rätselhaft. Ich nehme an, dass der aus 2 Falten bestehende Zahn des Kaninchens in früheren Zeiten aus 3 Falten bestanden hat. Die dritte ist rudimentär geworden und wird statt von der Basis des Zahnes aus nur noch durch die seitlich von den andern Pulpen aus eindringenden Gefässe ernährt. Vielleicht würde man darüber durch entwickelungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Studien näheren Aufschluss erlangen, doch fällt eine solche Untersuchung nicht in den Bereich der vorliegenden Arbeit.

Der Schneidezahn des Kaninchens erscheint makroskopisch als ein aus einer Falte gebildeter Zahn, derselbe ist somit einheitlich. Er lässt sich mit einem kurzen etwas eingekerbten und gebogenen Rohre vergleichen, welches am oberen Ende (der Schneidefläche des Zahnes) geschlossen, am unteren dagegen weit geöffnet ist. Die die Zahnhöhle ausfüllende Pulpa ist an der Wurzel breit und verjüngt sich kegelförmig nach der Spitze zu. Der Verlauf der Gefässe ist mit dem der Molaren identisch. Der einzige Unterschied beruht nur darauf, dass hier statt der zweiteiligen Pulpa, deren jede ihr gesondertes Gefässsystem besitzt, dieselbe einheitlich ist, und die Gefässe somit auch nur ein System bilden. Wie dort, so sondern sich auch hier die gröberen centralen Gefässe von den peripheren feineren und letztere reichen ebenfalls bis dicht an die Dentinschicht heran. Bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen können wir wahrnehmen, dass sowohl in Molar- wie auch in Schneidezähnen diese Randkapillaren bis in die Odontoblastenschicht hineinreichen. Diese Thatsache wird bereits von anderen Autoren erwähnt. Nach der Ansicht von Hoehl zwängen sich Kapillaren von so engem Kaliber, dass dieselben nur für einzelne

rote Blutkörperchen passierbar sind, zwischen die Odontoblasten ein. Aus diesen sollen die Gefässe des Vasodentins sich herleiten. In meinen mit Berlinerblau injizierten Gefässen der Zähne von Embryonen, sowie auch von erwachsenen Tieren habe ich nirgends der Hoehlschen Beschreibung entsprechende Bilder wahrgenommen. Stets erhielt ich in der Zahnpulpa das Bündel centraler Gefässe, das daraus entspringende periphere Kapillarnetz, von welchem Schlingen in die Odontoblastenschicht eintraten und dort durch Anastomosen mit einander in Verbindung standen. Auch habe ich bereits erwähnt, dass diese in der äussersten Pulpaschicht gelegenen Gefässe etwas gröber erscheinen infolge von lokal in denselben vorkommenden Ausbuchtungen und Erweiterungen. Da diese Bildungen stets in der gleichen Form und Anordnung auftreten, so darf man wohl jegliche durch die Injektion hervorgerufenen Veränderungen ausschliessen. Eine sehr gute Anschauung von diesen Verhältnissen erhalten wir bei Betrachtung von Fig. 18, welches die gefässhaltige Odontoblastenschicht bei starker Vergrösserung in dem Schneidezahn des Kaninchens darstellt. Es ist klar, dass nicht injizierte und dünne Schnitte ganz andere Bilder liefern. Ich überzeugte mich davon bei der Durchsicht von Schnitten, welche ich von einem embryonalen Affenzahne angefertigt und nach der Methode von Heidenhain gefärbt hatte. In der That hat es den Anschein, als wenn die Gefässe zwischen den Odontoblasten blind endigten, doch ist dies eine Täuschung, welche durch die Dünnheit des Schnittes bei mangelnder Injektion hervorgebracht wird. So viel habe ich aber aus diesen Schnitten ersehen können, dass die Gefässe keineswegs so eng sind, wie sie Hoehl beschreibt, sondern die gewöhnliche Weite der Kapillaren besitzen.

Auch Morgenstern beschreibt blinde Endigungen an den Randkapillaren. Die Abweichung von unserer Ansicht erklärt sich auch in diesem Falle leicht aus der Thatsache, dass er

seine Beobachtungen an nicht injiziertem Materiale und zwar an dünnen Schnitten gemacht hat, an denen stets nur kleine Teile von Gefässen sichtbar sind. Die meinen Bildern am meisten entsprechende Zeichnung hat Lent in seiner Arbeit wiedergegeben. Dieselbe wäre freilich dahin zu vervollständigen, dass das periphere Kapillarnetz die Weilsche Schicht durchdringen, d. h. sich zwischen den Odontoblasten ausbreiten müsste, statt unter derselben zu endigen. Die gleichen Bilder betreffend die Ausbreitung der Gefässe zwischen den Odontoblasten, welche ich soeben in den Schneidezähnen des Kaninchens beschrieben habe, habe ich auch in den Zähnen von Schweine- und Hundeembryonen sowie in denen der erwachsenen Tiere angetroffen. Die Anordnung und das Aussehen der Gefässe ist hier wie dort das nämliche. Der einzige Unterschied besteht nur in einer schmäleren Schicht von Kapillaren. Was die von Hoehl vorgenommene Sonderung der Gefässe in arterielle und venöse Vorkapillaren und Kapillaren anbetrifft, so halte ich dieselbe für vollkommen überflüssig, zumal da auf Grund von Injektionspräparaten eine solche Trennung ganz undurchführbar ist. Meiner Meinung nach dürfte man höchstens arterielle und venöse Kapillaren unterscheiden, indem man die aus den feinsten Arterien hervorgehenden und bis in die Endschlingen übergehenden Kapillaren als arterielle bezeichnet, den übrigen zugleich auch etwas erweiterten Abschnitt als venösen. Die von Hoehl als arkadenförmig bezeichnete Anordnung der Kapillaren lasse ich gelten, weil stellenweise der bogenförmige Verlauf der Gefässe thatsächlich an Arkaden erinnert.

Ganz in der gleichen Weise verhalten sich die Gefässe in den Zähnen von Meerschweinchen, welche ich zum Vergleiche ebenfalls in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen habe. Bei Hunden, an denen ich die vorliegende Arbeit begonnen habe, finden wir ebenfalls im allgemeinen dieselben Verhältnisse. Die Anzahl der die Pulpa versorgenden Gefässe ist aber bei

Hunden geringer. Der Grund hierfür wird wohl in dem zeitlich beschränkten Wachstum der Zähne zu suchen sein. Bei Kaninchen wachsen die Zähne bekanntlich bis ins spätere Alter fort, sie besitzen auch einen weit geöffneten Wurzelkanal, durch welchen eine grosse Anzahl von Gefässen, die das nötige Material zum Aufbau des Zahnes liefern, eintreten.

Auf Fig. 19 ist eine in toto aus dem rechten unteren Molarzahne herauspräparierte Pulpa eines jungen Dachshundes dargestellt. Dieselbe konnte in der Zeichnung nicht so vollkommen wiedergegeben werden, wie sie sich in natura wirklich präsentiert, weil von dem doch auch hier reichlich entwickelten Gefässnetz nur die oberflächlichste Schicht einigermassen naturgetreu abgebildet werden konnte, während die tieferen Schichten für den Zeichner zu verwickelte Verhältnisse darboten. Bei genauerer Betrachtung können wir auch in diesem Bilde gröbere, die ganze Dicke der Pulpa durchziehende Gefässe wahrnehmen, während am Rande eine dünne Schicht feiner Kapillaren bemerkbar wird. Freilich vermissen wir hier den grossen Gefässkegel des Kaninchenzahnes der Fig. 12, doch haben wir es hier eben mit einem Zahne von begrenztem Wachstum zu thun, dessen Wurzel bis auf einige feine Kanäle geschlossen ist. Fig. 20 veranschaulicht uns dieses Verhältnis. Wir sehen hier das Wurzelende eines Schneidezahnes vom Hunde im Längsschnitte. Die Gefässe durchdringen hier einzeln mittelst gesonderter Kanäle die in der Zeichnung sich deutlich markierende Zementschicht und breiten sich alsdann in der Pulpa aus. Auch hier bemerken wir einen dichteren Komplex von gröberen mehr in den mittleren Teilen der Pulpa verlaufenden Gefässen und ein feineres peripheres Gefässnetz. Auf Quer- und Längsschnitten können wir ferner auch in den Hundezähnen, ebenso wie in den Präparaten von Kaninchenzähnen wahrnehmen, wie sich die Endschlingen der Kapillaren zwischen den Odontoblasten ausbreiten. Das das Pericementium versorgende Gefässnetz ist bei weitem nicht mehr



Fig. 16.

Fig. 18.



Fig. 19.



Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.



Fig. 17.

Fig. 20.





Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

so mächtig entfaltet, als zur Zeit der Zahnentwickelung. Auch finde ich in der Gegend des Zahnhalses keineswegs reichlichere Gefässe, welche überdies noch an jener Stelle nach Wedls Ansicht in Form von Knäuel angeordnet wären. Die dort befindlichen Gefässe beschränken sich genau auf das Pericementium und treten auch nirgends, wie es De Saran richtig beschreibt, in die Dentinschicht ein, sondern hören genau an der Grenze desselben auf. Wie in den sich entwickelnden Zähnen so kommunizieren sie auch hier mit den Pulpagefässen einerseits und den Zahnfleischgefässen andererseits. Bilder der eben geschilderten Art finden wir jedoch nur in Zähnen von verhältnismässig jungen Tieren. In den Zähnen von alternden Tieren, bei denen die Ernährung und die Regeneration der Gewebe träger ist, trifft man auch recht auffällige Veränderungen in der Gefässversorgung der Zähne an. In prägnanter Weise kamen dieselben bei einem der untersuchten Hunde zum Ausdruck, dessen Zahnkronen durch den langjährigen Gebrauch stark abgeschliffen waren, teilweise auch bereits gänzlich fehlten. Die leichtflüssige, wässerige, blaue Injektionsmasse war nur bei einigen Zähnen in die Pulpa eingedrungen. Doch auch selbst in diesen war die Injektion unvollständig, da nur einige gröbere Gefässstämmchen gefüllt waren, während das kapillare Gefässnetz nur stellenweise in sehr unvollkommener Weise sich bemerkbar machte. Offenbar war hier durch Kalkablagerungen in dem Zahne und den zuführenden Blutgefässen der Weg für die eindringende Masse verengt oder auch gänzlich verlegt, und somit ein genaues Studium der Altersveränderungen unmöglich gemacht worden.

Somit wäre das Bild über die Gefässversorgung und Gefässverteilung in den Zähnen in seiner Entwickelung und Rückbildung in den allgemeinsten Zügen abgeschlossen. Ich bin mir wohl bewusst, dass dasselbe auf Vollkommenheit keinen Anspruch machen darf. Die zahlreichen Lücken können nur durch

Spezialuntersuchungen ausgefüllt werden. Ich betrachte daher die vorliegende Untersuchung nur als Vorarbeit zur Feststellung einer geeigneten Untersuchungsmethode, sowie zur allgemeinen Orientierung auf diesem fast gänzlich unbebauten Felde. Die Fortsetzung der Arbeit werden die Gefässverhältnisse in den Zähnen von Menschen in ihren verschiedenen Entwickelungs- und Rückbildungsstadien bilden. Da jedoch das Sammeln des entsprechenden menschlichen Materials längere Zeit in Anspruch nehmen wird, so veröffentliche ich jetzt bereits meine an Tieren gemachten Befunde als ersten Teil der Arbeit.

Zum Schlusse möge es mir gestattet sein, Herrn Professor Dr. H. Hoyer, in dessen Institut ich meine Untersuchungen begonnen, sowie Herrn Professor Dr. v. Kostanecki, in dessen Laboratorium ich dieselben abgeschlossen habe, für die freundliche Überlassung der Arbeitsräume, sowie das Interesse, mit welchem die Herren den Fortschritt der Arbeit verfolgten, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Eduard Lent, Stud. med. aus Hamm. Über die Entwickelung des Zahnbeines und des Schmelzes. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. VI. Bd. 1855.
2. A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. Leipzig. 1867.
3. De Saran, Aquilhon. Vaisseaux sanguins des racines dentaires. Gazette méd. de Paris. Nr. 48. p. 736.
4. Prof. Dr. C. Wedl in Wien, Über Gefässknäuel im Zahnperiost. Archiv f. pathol. Anatomie u Physiologie u. f. klin. Medizin, herausgegeben von R. Virchow. 85. Bd.
5. L. A. Weil, Zur Histologie der Zahnpulpa. Habilitationsschrift 1887.
6. Dr. Karl Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. 3. Aufl. Stuttgart. 1888.
7. Metnitz, Lehrbuch der Zahnheilkunde. Wien. 1891.
8. Ebner, Handbuch der Zahnheilkunde von Dr. Julius Scheff jun. I. Bd. Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese. 1891.
9. C. F. W. Bödecker D. D. S. M. D. S., Die Anatomie und Physiologie der Zähne. New-York, Wien u. Leipzig. 1896.
10. Erwin Hoehl, Beitrag zur Histologie der Pulpa und des Dentins. 1. u. 2. Heft. Arch. f. mikr. Anatomie. 1896.
11. Morgenstern, Beitrag zur Kenntniss der Nerven in den Zähnen. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde. September-Heft. 1896.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch das Zahnsäckchen eines Schneidezahnes von einem einen Tag alten Hunde. Rekonstruktionsbild aus vier aufeinander folgenden Serienschnitten. Lupenvergrösserung.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch das Zahnsäckchen des rechten untern Caninus desselben Hundes. Rekonstruktionsbild aus vier aufeinander folgenden Serienschnitten. Lupenvergrösserung.

Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch einen Molarzahn eines fast ausgetragenen Schweineembryos. Rekonstruktionsbild aus sechs aufeinander folgenden Serienschnitten. Lupenvergrösserung.

Fig. 4. Längsschnitt durch einen weiteren Molarzahn desselben Schweineembryos. Lupenvergrösserung.

Fig 5. Der den Gefässplexus darstellende Teil der Fig. 4 bei stärkerer Vergrösserung. Seibert. Ob. I. Comp. Oc. 6.

Fig. 6. Derselbe Gefässplexus nach einem Tangentialschnitte durch den gleichen Zahn dargestellt. Seibert. Ob. I. Comp. Oc. 6.

Fig. 7. Der obere Teil eines Längsschnittes durch einen Molarzahn von dem einen Tag alten Hunde. Seibert. Ob. I Comp. Oc. 6.

Fig. 8. Tangentialschnitt durch die Zahnkrone eines unteren Molarzahnes von dem oben bereits angeführten Schweineembryo. Seibert. Ob. I. Comp. Oc. 6.

Fig. 9, 10, 11. Drei Längsschnitte aus einer Serie durch den durchschneidenden Caninus des Schweineembryos. Seibert. Ob. I. Comp. Oc. 6.

Fig. 12. Totalansicht der Pulpa in der einen Hälfte eines Molarzahnes vom Kaninchen. Vergrösserung 1 : 10.

Fig. 13. Sagittaler Längsschnitt durch die drei Pulpen eines Molarzahnes vom Kaninchen. Lupenvergrösserung.

Fig. 14. Ein Teil der Fig. 13 bei stärkerer Vergrösserung. Seibert. Ob. I. Comp. Oc. 6.

Fig. 15. Das herauspräparierte basale Verbindungsstück der beiden nach den Seiten auseinandergelegten Pulpen aus einem Molarzahne des Kaninchens. Vergrösserung 1 : 20

Fig. 16 u. 17. Teile von zwei Querschnitten durch einen Molarzahn des Kaninchens. Seibert. Ob. I. Comp. Oc. 6.

Fig. 18. Teil eines Querschnittes durch einen Schneidezahn des Kaninchens. Seibert. Ob. V. Comp. Oc. 4.

Fig. 19. Eine in toto aus dem Fleischzahne eines jungen Dachshundes herauspräparierte Pulpa. Lupenvergrösserung.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Wurzel eines Schneidezahnes von einem jungen Hunde. Seibert. Ob. I. Comp. Oc. 6.

ÜBER DIE

HOMOLOGIE

DER

BRUST- UND BECKEN-GLIEDMASSEN

DES

MENSCHEN UND DER WIRBELTIERE.

VON

L. STIEDA,
KÖNIGSBERG I. PR.

Mit 8 Figuren auf Tafel LIX.

Motto: Nichts ist einer neuen Wahrheit verderblicher, als ein alter Irrtum.

Einleitung.

Bereits vor einigen Jahren habe ich im Biologischen Centralblatt (Bd. XIII, Nr. 15, 16, August 1893) eine kurze Abhandlung über die Homologie der Brust- und Backengliedmassen veröffentlicht. Über die dieser Abhandlung zu Grunde liegenden Studien habe ich weiter in den Versammlungen der anatomischen Gesellschaft zu Strassburg und Basel in Kürze berichtet (ein Vergleich der Arterien des Vorderarmes und des Unterschenkels im Mai 1894; ein Vergleich der Brust- und Beckengliedmassen im April 1895). Es sei mir nun gestattet, hier noch einmal ausführlich über den Vergleich der Gliedmassen meine Ansichten darzulegen. Überdies habe ich noch eine besondere Veranlassung, meine neue Theorie noch einmal vorzutragen. Es sind im Laufe der letzten Jahre zwei Abhandlungen erschienen, die sich gleichfalls mit der Theorie eines Vergleichs der Extremitäten beschäftigen. Ich meine die Abhandlungen Eislers (13) und Melzers (46). Die Arbeit Melzers (Zur Homologie der menschlichen Extremitäten, in den Mitteilungen der anthropologischen Gesellschaft in Wien, Bd. XXIII), ist gleichzeitig mit meiner ersten Mitteilung im Jahre 1893, und die Arbeit Eislers (Die Homo-

40*

logie der Extremitäten, Morphologische Studien in den Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. XIX) ist im Jahre 1895 erschienen. Beide Autoren kommen aber zu Resultaten, die mit meiner Theorie nicht stimmen. Wenn ich nun jetzt die Ansichten der genannten Autoren vollkommen unberücksichtigt liesse, so könnte man glauben, dass meine Theorie, gegen die sich Eisler direkt wendet, wieder beiseite gelegt werden müsste. Das will ich durch diese Zeilen verhindern. Doch will ich damit keineswegs einen Feldzug gegen die genannten Autoren eröffnen, keineswegs eine Polemik einleiten, sondern ich will den beiden genannten Autoren gegenüber, die doch nur alte Theorien in einem neuen Kleide vorführen, meine in gewissem Sinne neue Theorie dem Urteil der Fachgenossen nochmals in übersichtlicher Weise vorführen.

Übrigens will ich nicht unterlassen hier hervorzuheben, dass insbesondere die Ergebnisse der Arbeiten Zuckerkandls (67 bis 69) über die Entwickelung der Arterien der Extremitäten vortrefflich zu meiner Theorie stimmen. Wenngleich Zuckerkandl sich über die Gliedmassentheorie selbst gar nicht äussert, so ist es mir immerhin sehr erfreulich, hier festzustellen, dass Zuckerkandls von einem ganz andern Ausgangspunkt begonnene Arbeiten zu denselben Ergebnissen führen, wie meine eigenen Untersuchungen.

Schliesslich habe ich einen Forscher zu nennen, der für meine Theorie eingetreten ist: René du Bois-Reymond (Stiedas Theorie über die Homologie der Gliedmassen, Vortrag, gehalten in der physiologischen Gesellschaft zu Berlin, den 20. März 1896, abgedruckt in der naturwissenschaftlichen Rundschau, XI. Jahrgang 1896, Nr. 20, S. 249—251).

I. Vergleich der Brust- und Beckengliedmassen.

1. Die Knochen und Gelenke.

Alle bisher aufgestellten Theorien eines Vergleichs der Brust- und Becken-Gliedmassen sind — abgesehen von den Theorien Flourens' und Albrechts — unrichtig, weil sie von einer nach meiner Ansicht unrichtigen Voraussetzung ausgehen. Diese unrichtige Voraussetzung besteht darin, dass man meint, die Streckmuskeln oder die Extensoren der Brustgliedmassen seien homolog den Streckmuskeln der Beckengliedmassen, und ferner die Flexoren oder die Beugemuskeln der Brustgliedmassen seien den Flexoren der Beckengliedmassen zu homologisieren.

Eine andere, gleichfalls unrichtige Voraussetzung, die einem grossen Teil der Theorien zu Grunde liegt, ist darin begründet, dass man meint, es müsse der supinierte Vorderarm mit dem Unterschenkel verglichen werden.

Ich behaupte nun: 1. Man muss die Brust- und Beckengliedmassen mit einander vergleichen ohne Rücksicht auf die physiologische Funktion der Muskeln, nur auf Grund der Lage der Muskeln. 2. Man muss den pronirten Vorderarm mit dem (pronierten) Unterschenkel vergleichen.

Ich werde nun nicht so vorgehen, dass ich mich sofort gegen diese beiden falschen Voraussetzungen wende, sondern werde erst im weiteren Verlauf meiner Auseinandersetzungen auf beide Sätze zurückkommen.

Ich fasse die vollkommen ausgebildeten Gliedmassen des Menschen und der Wirbeltiere ins Auge: ich gehe dabei von den Knochen und ihren Verbindungen aus und knüpfe daran den Vergleich der Muskeln, Nerven und Arterien.

Vergleicht man die Brust- und Beckengliedmassen eines beliebigen Säugetieres mit einander, während die Gliedmassen

noch mit dem Rumpf in Verbindung sind, so ergiebt sich, dass die vordere und die hintere Extremität — abgesehen von dem bei den Extremitäten gemeinsamen Knochengerüst — in verschiedener Weise geknickt sind. Die Winkel, die die eigentlichen Glieder mit dem zugehörigen Extremitätengürtel bilden, sind ungleich gerichtet. Ebenso sind die einzelnen Knickungswinkel der Gliederabschnitte auch verschieden gerichtet. Oder anders ausgedrückt, die Glieder sind nach verschiedener Richtung, in verschiedenem Sinne, geknickt.

Um nicht missverstanden zu werden, erläutere ich meine Ansicht durch eine einfache Zeichnung (Fig. 3).

Es ist ganz unleugbar ein Gegensatz zwischen den vorderen und hinteren Gliedmassen vorhanden.

An die sog. Extremitäten-Gürtel schliessen sich die ersten proximalen Gliedteile, der Oberarm und der Oberschenkel; aber während der Oberarm nach hinten gerichtet ist, sieht der Oberschenkel nach vorn. Der Winkel den die Brustgliedmassen mit dem Gürtel (Schulter) bilden, ist nach hinten (kaudal) geöffnet, während der Winkel, den die Beckengliedmassen mit dem Gürtel (Becken) bilden, nach vorn (kranial) geöffnet ist. An der Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Gliedabschnitt zwischen Oberarm und Vorderarm, zwischen Oberschenkel und Unterschenkel, ist auch ein Gegensatz vorhanden, in umgekehrter Weise: der Winkel zwischen Oberarm und Vorderarm, der Ellenbogen-Winkel, ist nach vorn offen, der Scheitel ist nach hinten gewandt; der Winkel zwischen Oberschenkel und Unterschenkel, der Kniewinkel, ist dagegen nach hinten offen, der Scheitel sieht nach vorn (kranial). Erst in der Art und Weise der Verbindung der beiden letzten Abschnitte, Hand und Fuss, tritt eine gleiche Richtung ein: beide Winkel sind nach vorn offen.

Wollen wir nun die Extremitäten eines Menschen mit denen eines Säugetieres vergleichen, so müssen wir vor allem dem

Menschen oder dessen Skelett dieselbe Stellung geben, die das Säugetier einnimmt; wir müssen den Menschen wie ein vierfüssiges Tier auf die vorderen Extremitäten stellen. Wir müssen zu diesem Zweck dem Vorderarm eine pronierte Stellung geben.

Ich behaupte nun:

1. Der Schultergürtel ist homolog dem Beckengürtel.

2. Der Oberarm ist homolog dem Oberschenkel, so dass nicht allein die vordere Fläche des Oberarm-Knochens der vorderen Fläche des Oberschenkel-Knochens, sondern auch die vorderen Weichteile des Arms den vorderen Weichteilen des Oberschenkels entsprechen.

3. Eine Torsion des unteren (distalen) Abschnittes des Humerus, weder des Knochens noch der Weichteile, hat nicht stattgefunden.

4. Eine Rotation der Gliedmassen um ihre Längsachse in entgegengesetzter Richtung hat nicht stattgefunden.

5. Das Ellenbogengelenk und das Kniegelenk sind einander homolog; auf die verschieden gerichteten Winkel ist dabei keine Rücksicht zu nehmen.

6. Die vorderen Muskeln (Flexoren) des Oberarms sind homolog den vorderen Muskeln (Extensoren) des Oberschenkels. Die hinteren Muskeln (Extensoren) des Oberarms sind homolog den hinteren Muskeln (Flexoren) des Oberschenkels.

7. Der Unterschenkel des Menschen und der vierfüssigen Tiere befindet sich in pronierter Stellung.

8. Der pronierte Vorderarm des Menschen und der Vierfüsser ist dem (pronierten) Unterschenkel zu vergleichen.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass sich allmählich aus einfachen und aus gleichen Anlagen die Brust- und Beckengliedmassen herausgebildet haben. Durch die verschiedenen

Funktionen, die die Gliedmassen ausübten, wurde das vordere Paar zum Greiforgan, das hintere zum Stützorgan — dabei bildeten sich die verschiedenen Richtungen der Einzelteile aus.

Lassen wir diese ursächlichen Momente beiseite, bleiben wir bei dem thatsächlichen Befunde stehen.

Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere haben auf einer gewissen Stufe der Entwickelung die Gestalt von Platten, die seitlich vom Körper abstehen.

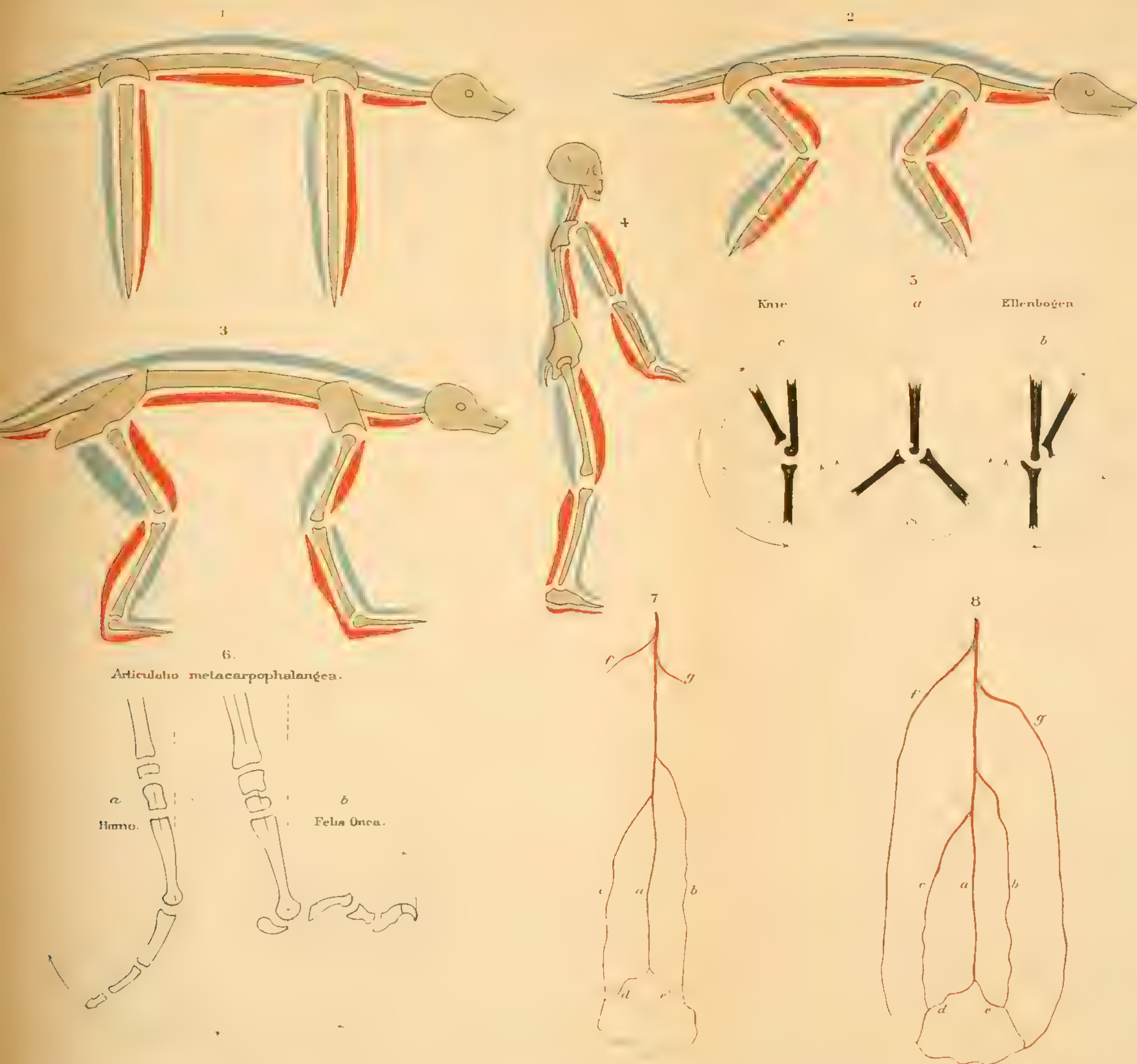
An jeder einzelnen Platte kann man unterscheiden:

eine ventrale Fläche,
eine dorsale Fläche,
einen kranialen Rand,
einen kaudalen Rand.

Innerhalb der von der Haut überzogenen Platte befinden sich Knochen, Muskeln, Nerven und Blutgefässe. Wir können uns die Anordnung der einzelnen Bestandteile in folgender Weise vorstellen:

In der Achse der Platte liegen die Skelettknochen, durch dieselbe wird die Platte in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt geschieden; jeder Abschnitt besteht aus Muskelmassen, in die sowohl Nervenstränge als Blutgefässe eintreten. Die Nervenstränge stammen von den ventralen Ästen der Rückenmarksnerven, und wenngleich sich vielleicht anfangs auch wiederum in ihnen die ventralen und dorsalen Teile werden unterscheiden lassen, am vollkommen ausgebildeten Gliede ist das nicht ohne weiteres möglich. Ich komme darauf später zurück beim Vergleich der Nerven. Die Blutgefässe werden wir uns anfangs als ein Netz von Kapillaren vorzustellen haben, und zwar hätten wir danach eine dorsale und eine ventrale Gefässplatte. Auch hierauf komme ich später zurück.

Bleiben wir zunächst bei den Skelett-Teilen, bei den Knochen, und den Verbindungen derselben untereinander.


1
2
3
4
5
Knie
a
Ellenbogen
c
b
6.
Articulatio metacarpophalangea.
a
Homo.
b
Felis Onca.
7
f
g
c
a
b
d
e
8
f
g
c
a
b
d
e

Im weiteren Verlauf der Entwickelung (Fig. 1) tritt nun bei allen Vierfüssern eine Lagenveränderung der Extremitäten ein. Die Platten werden adduziert, d. h. an den Körper herangezogen, und dann flektiert, d. h. gebeugt, damit das Tier so auf seinen vier Extremitäten stehen kann. Die Platten werden so adduziert, dass ihre Längsachse mit der Längsachse des Körpers parallel liegt — dann werden die ganzen Platten gebeugt und nun allendlich in ihrer Längsachse geknickt. Dabei bleiben selbstverständlich die dorsale und ventrale Fläche in ihrer ursprünglichen Lage, ganz unbeschadet der Stellung des ganzen Gliedes zum Körper. Die dorsalen Flächen der Glieder sind nach hinten (kaudal), die ventralen Flächen nach vorn (kranial) gekehrt.

Allein hierbei bildet sich zwischen Brust- und Beckengliedmassen ein Gegensatz aus: die Beugungswinkel resp. Knickungswinkel der beiden Extremitäten nehmen eine verschiedene Richtung an und zwar eine entgegengesetzte Richtung, wie ich dieselbe oben kurz charakterisiert habe.

Die vordere Extremität (Brustgliedmasse) ist im Schultergelenk nach hinten gebeugt, im Ellenbogengelenk nach vorn geknickt; die hintere Extremität (das Bein) ist im Hüftgelenk nach vorn gebeugt, im Knie nach hinten geknickt. Der Knickungs-Winkel in der Mitte des vorderen Gliedes ist zum Ellenbogen, in der Mitte des hinteren Gliedes zum Knie geworden (vergl. Fig. 2).

Unbeschadet dieser beiden in entgegengesetzter Richtung erfolgten Knickungen haben die dorsale wie ventrale Fläche ihre Stellung und Lage nicht verändert; was ventral war, ist ventral geblieben, was dorsal war, ist dorsal geblieben. Das betrifft sowohl die Knochen wie die Weichteile.

Ich will die sich hier von selbst ergebenden Folgerungen in betreff der Muskeln und Nerven nur kurz andeuten: die ven-

tralen Muskeln sind eben ventrale geblieben, wie die dorsalen dorsale — ihre Funktion kommt nicht in Betracht, nur ihre Lage. Ich muss bei den Gelenken stehen bleiben, denn hier — gerade diese beiden Gelenke (Knie und Ellenbogen) sind die Angelpunkte, um die sich die Theorien, die alten und neuen, drehen. Ich muss die einfache Darstellung, die ich von der Entstehung der Gelenke, durch Knickung der Extremitäten, gegeben habe, noch etwas weiter ausführen. Ich habe hervorgehoben, dass die beiden Extremitäten, um aus ihrer ursprünglichen Lage in die der vierfüssigen, auf vier Füssen stehenden und laufenden Tiere zu kommen, eine veränderte Stellung haben gewinnen müssen. Die Glieder sind erst adduziert, dann gebeugt worden; es mussten sich deshalb hier Gelenke bilden, die wenigstens zwei Achsen besitzen. Wir wissen, dass das Hüftgelenk wie das Schultergelenk Kugelgelenke sind; beide sind unzweifelhaft aus einem anfangs indifferenten Gelenk hervorgegangen.

Die zweite Knickung ist eine einfache; die Knickung der Brustgliedmassen ist kaudal, die der Beckengliedmassen kranial; es hat eine einfache Bewegung um eine frontale Achse stattgefunden. Aus dem anfangs indifferenten Gelenk ist ein Winkelgelenk (Fig. 5, Ginglymus) geworden. Aber dennoch ist ein Unterschied zwischen beiden Gelenken vorhanden. An den Brustgliedmassen hat sich das Gelenk derart gebildet, dass eine Beugung nur kranialwärts (nach vorn) möglich ist, an den Beckengliedmassen dagegen derart, dass die Bewegung nur kaudal (nach hinten) möglich ist. Beide Gelenke sind aus einer Mittelform entstanden. Die Gestaltung der Extremitäten hat somit eine Veränderung erlitten: aus den ursprünglich graden Platten sind geknickte Platten geworden.

Aber die Lagenveränderung der Gliedmassen ist damit noch nicht abgeschlossen. Ausser der oben geschilderten Knickung um eine frontale Achse, d. h. um eine senkrecht zur Längsachse

der Glieder stehende quere Achse, wird die Stellung der distalen Gliedmassen-Abschnitte auch weiter noch verändert.

Die distalen Abschnitte des Vorderarms und Unterschenkels werden proniert, während (Fig. 3) gleichzeitig die Hand wie der Fuss, beim Stehen auf allen Vieren, dorsal gebeugt werden. Doch diese Stellung der Hand zum Vorderarm, die Stellung des Fusses zum Unterschenkel, ist nebensächlich.

Lassen wir zunächst diese Lage-Veränderung des distalen Abschnittes ganz beiseite und bleiben wir noch beim Oberarm und Oberschenkel und ihrer Homologisierung stehen.

Schultergürtel und Beckengürtel sind einander homolog. Ich lasse es bei dieser allgemeinen Bemerkung bewenden. Für die mich beschäftigende Frage nach der Homologie der Gliedmassen ist es gleichgültig, wie die einzelnen Skelettteile der beiden Extremitäten-Gürtel homologisiert werden.

Die beiden eigentlichen Extremitäten, die hintere wie die vordere, haben in ihrem proximalen Abschnitt — im Oberschenkel wie im Oberarm — je einen axialen Skelettteil, den Femur resp. den Humerus.

Nach der bisher gegebenen Auseinandersetzung sind einander homolog der Humerus und der Femur, im ganzen wie in ihren einzelnen Teilen. Der Kopf des Humerus ist homolog dem Kopf des Femur, die distale Epiphyse des Humerus der distalen Epiphyse des Femur und folglich auch die ventrale Fläche des Humerus der ventralen Fläche des Femur, sowie die dorsale Fläche des Humerus der dorsalen Fläche des Femur.

Hier stossen wir nun auf eine eigentümliche Anschauung: es wird behauptet, die sogenannte vordere oder ventrale Fläche des Femur sei der hinteren oder dorsalen Fläche des Humerus, und die sogenannte hintere oder dorsale Fläche des Femur der vorderen oder ventralen des Humerus zu vergleichen. Beim Femur, so sagt man, sei alles in Ordnung geblieben, aber beim

Humerus nicht; es hätte sich, so behauptet man, der untere Abschnitt des Humerus um 180 Grad gedreht, so dass die früher vorn gelegene Fläche des Humerus nach hinten, und die früher hintere Fläche nach vorn gekommen sei. Diese Behauptung ist von Martins (1857) zuerst ausgesprochen und dann von Gegenbaur bestätigt worden.

Ich bin fest überzeugt, dass viele, die meinen Auseinandersetzungen bisher gefolgt sind und ihnen beigestimmt haben, zunächst die Frage aufwerfen werden: wozu hat man diese Behauptung aufgestellt? Man sieht zunächst gar keinen Grund zur Berechtigung jener Hypothese ein.

Die Behauptung, dass eine Torsion des unteren (distalen) Abschnitts des Humerus stattgefunden habe, ist aufgestellt worden, um die Thatsache zu erklären, dass am Oberarm die Flexoren vorn, die Extensoren hinten liegen, während beim Oberschenkel das Umgekehrte der Fall ist. Man wollte nämlich durchaus die Extensoren den Extensoren, die Flexoren den Flexoren homologisieren.

Ich behaupte nun: eine Torsion des distalen Humerus-Abschnittes hat nicht stattgefunden; man bedarf auch dieser Hypothese gar nicht, um die Homologie herzustellen.

Martins lehrte eine Torsion des unteren Humerus-Abschnittes — der Oberschenkel sollte sich nicht gedreht haben — infolge der Torsion seien die ursprünglich hinten befindlichen Flexoren des Humerus nach vorn, die ursprünglich vorn befindlichen Extensoren nach hinten gekommen. Und so sei die Homologie zwischen Oberarm und Oberschenkel hergestellt — die Extensoren seien den Extensoren, die Flexoren den Flexoren homolog. Der Ellenbogen sei ein nach hinten gedrehtes Knie.

Auf die sog. Rotationstheorie, nach der beide Extremitäten im Schulter- resp. im Hüftgelenk in entgegenge-

setzter Richtung um ihre Längsachse rotiert haben sollten, die Beine nach vorn, die Arme nach hinten, gehe ich hier nicht ein. Ich werde diese Theorie bei der kritischen Übersicht berücksichtigen. Hier bemerke ich nur in Kürze: eine solche Rotation findet nicht statt.

Ich bedarf weder der Hypothese der Torsion, noch der der Rotation. Ich behaupte, die ventralen Muskeln des Oberarms sind zu Flexoren, die ventralen Muskeln des Oberschenkels zu Extensoren geworden und weiter die dorsalen Muskeln des Oberarms sind zu Extensoren, die dorsalen Muskeln des Oberschenkels sind zu Flexoren geworden. Eine Torsion des distalen Abschnitts des Humerus hat nicht stattgefunden. Der Ellenbogen ist kein nach hinten gedrehtes Knie, ebensowenig wie das Knie ein nach vorn gedrehter Ellenbogen ist.

Bei der Erörterung der hier in Betracht kommenden Verhältnisse muss ganz abgesehen werden von der Bezeichnung der Extensoren und Flexoren, weil sich daran eben die unbegründete Behauptung knüpft, dass die Extensoren eines Gliedes den Extensoren des anderen, und die Flexoren den Flexoren homolog seien.

Ich erinnere zunächst an die bekannte Auseinandersetzung Hermann v. Meyers in betreff des Handgelenkes. Meyer geht von einer Strecklage der Hand aus und bezeichnet die Abweichung davon als Flexion, und zwar unterscheidet er danach eine dorsale Flexion und eine volare Flexion. Die volaren Muskeln beugen die Hand volarwärts, die dorsalen Muskeln beugen die Hand dorsalwärts, wenn die Hand ursprünglich in der Strecklage sich befand, d. h. wenn sie gestreckt war. Ist die Hand dorsalwärts gebeugt, so können wir sie strecken, aber das geschieht durch die volaren Muskeln. Nennen wir nun diese Muskeln Flexoren, so müssen wir sagen, die Flexoren strecken die Hand. Und umgekehrt, wenn wir die Hand aus der Strecklage dorsalwärts beugen, so geschieht das durch die

Thätigkeit der dorsalen Muskeln; nennen wir diese Extensoren, so müssen wir sagen, die Extensoren beugen die Hand; denn man kann doch nimmermehr die dorsal gebeugte Hand als eine gestreckte Hand bezeichnen? Hieraus geht die ungeeignete Bezeichnung der Muskeln nach ihren physiologischen Funktionen hervor.

Ich ziehe noch ein anderes Beispiel heran. Vergleichen wir die Articulationes metacarpo-phalangeae — die Mittelhand-finger-Gelenke beim Menschen und bei den katzenartigen Tieren (Fig. 6).

Die Articulationes metacarpo-phalangeae des Menschen gestatten eine Bewegung von etwa 90 Grad, die Bewegung geschieht volarwärts, eine Streckung ist möglich, eine dorsale Beugung nur sehr wenig. Ich glaube nicht, dass sich Widerspruch erheben wird, wenn ich ein solches Gelenk mit einem Knie vergleiche. Bei den katzenartigen Tieren dagegen stehen die Finger stark dorsal flektiert: die Articulationes metacarpo-phalangeae gestatten wohl noch eine stärkere dorsale Flexion, auch eine Streckung, aber nur eine sehr geringe volare Flexion. Die Gelenke sind meiner Ansicht nach mit einem Ellenbogen zu vergleichen.

Wir haben hier demnach zwei unzweifelhaft homologe Gelenke, die aber eine entgegengesetzte Stellung besitzen, das eine die eines Knies, das andere die eines Ellenbogens. Wird jemand — frage ich — trotz dieser vollkommen entgegengesetzten Stellung der beiden Gelenke bei Menschen und bei Tieren, die Homologie der Gelenke und der sie bildenden Knochen leugnen wollen? Ich glaube nicht. Die Stellung der Gelenke ist unwesentlich, ist gleichgültig. Folgerichtig hätte man wegen der verschiedenen Stellung der Gelenke die Namen der Muskeln ändern müssen — das hat niemand gethan. Es hat jedermann die verschiedene Stellung erkannt und doch nicht die Homologie geleugnet.

Ich kehre zu den Extremitäten-Platten zurück. Die vorderen und hinteren Gliedmassen sind Platten: die Platten gliedern sich, d. h. es tritt ein Gelenk auf. Infolge dieser Gelenke ist eine Bewegung der einzelnen Abschnitte möglich.

Unter der Voraussetzung, dass das hier auftretende Gelenk ein sog. (einachsiges) Cylindergelenk ist, dessen Achse quer zur Längsachse des Gliedes steht, können die beiden Glied-Abschnitte gebeugt werden und zwar dorsal- und ventralwärts. Die ventralen Muskeln bewirken die ventrale, die dorsalen Muskeln bewirken die dorsale Beugung; durch eine gleichzeitige Thätigkeit der Muskeln kann das Glied auch in der Strecklage erhalten werden. Will man alle Muskeln als Flexoren bezeichnen, meinetwegen, dann aber haben wir dorsale und ventrale Flexoren, aber wir haben keine besonderen Extensoren, ihre Annahme ist überflüssig, denn sowohl die dorsalen wie die ventralen Muskeln sind imstande, die gebeugten Gliederabschnitte in die Strecklage zu bringen, d. h. zu strecken. Wir können uns daher vorläufig mit der Bezeichnung der dorsalen und ventralen Muskeln begnügen und die Bezeichnung der Flexoren und Extensoren fallen lassen.

Man kann sich nun leicht vorstellen, dass auf einer sehr frühen Entwickelungsstufe der Wirbeltiere wirklich eine solche freie Bewegung im Knie resp. im Ellenbogen, eine solche dorsale wie ventrale Bewegung vorhanden gewesen ist, wie sie heute die menschliche Hand im Handgelenke besitzt.

Nun aber hat sich im Laufe der Zeit in den entsprechenden Gelenken eine Veränderung herausgebildet: die ursprünglich freie Bewegung der Gliedergelenke ist eine beschränkte geworden. Die Brustgliedmasse hat die dorsale Bewegung im Ellenbogengelenk eingebüsst und kann nur ventral gebeugt werden, das indifferente Gelenk ist zu einem Ellenbogen geworden, der Knickungswinkel des vorderen Extremität ist nach hinten gerichtet. Die Beckengliedmasse hat die ventrale Beugung eingebüsst und kann nur dorsal gebeugt werden; das indifferente

Gelenk ist zum Kniegelenk geworden: die Knickung der Gliedmasse ist nach vorn gerichtet Beide Extremitäten sind geknickt: die vordere bildet einen nach vorn offenen Winkel, die hintere einen nach hinten offenen Winkel: Ellenbogen und Knie.

Werfen wir einen Blick auf die angefügte Zeichnung (Fig. 5).

In a ist das indifferente Gelenk dargestellt. Die Rolle steht so, dass sie in gleichem Masse eine Bewegung nach hinten und nach vorn gestattet. In b ist die Stellung der Rolle verändert, damit ist auch das Gelenk verändert: es ist nur eine Beugung nach vorn möglich, wie beim Ellenbogen-Gelenk. In c ist die Stellung der Rolle und dadurch das Gelenk in entgegengesetzter Richtung geändert; es ist nur eine Bewegung nach hinten möglich: das Gelenk ist zu einem Knie geworden. Die Verschiedenheit der Gelenkstellung: Ellenbogen und Knie, lässt sich somit in sehr einfacher Weise erklären.

Auf eine Erörterung der Ursachen, die das ursprüngliche Gleichgewicht der Muskeln aufgehoben haben und dadurch die verschiedene Stellung der Gelenke bedingt haben, kann ich nicht eingehen. Es unterliegt aber kaum einem Zweifel, dass die verschiedene Thätigkeit der Extremitäten die verschiedene Gelenkbildung veranlasst hat. Die vordere Extremität ist zu einem Greiforgan geworden, die hintere hat sich zu einem Stützorgan, zu einem Gehorgan umgebildet.

Sind nun die Muskeln in ihrer Lage durch die verschiedene Stellung der Gelenke geändert? Hat die funktionelle Anordnung der Muskeln ihre Homologie verändert? Nein. Sind dadurch, dass in den Brustgliedmassen die ventralen Muskeln das Übergewicht über die dorsalen, in den Beckengliedmassen die dorsalen Muskeln das Übergewicht über die ventralen gewonnen haben, sind dadurch die Muskeln in ihrer Homologie gestört? Keineswegs. Sind denn dadurch, dass an der vorderen Ex-

tremität die ventralen Muskeln zu sog. Beugern (Flexoren), die dorsalen Muskeln zu sog. Streckern (Extensoren) geworden sind, während in den Hinter-Gliedmassen umgekehrt die ventralen Muskeln zu Extensoren, die dorsalen zu Flexoren geworden sind, sind dadurch die Muskeln in ihrer Lage und in ihrer Homologie verändert? Keineswegs. Die dorsalen Muskeln sind dorsal, die ventralen sind ventral geblieben, man hat ihnen nur andere Namen beigelegt, und wegen dieser Namen soll die Homologie gestört sein? Das ist unmöglich.

Die Bezeichnung der Extensoren und Flexoren passt nicht zu der heutigen Auffassung der Gelenke und der Muskulatur; es wäre meiner Meinung nach zweckmässiger, die physiologisch-funktionellen Namen aufzugeben und rein anatomisch-morphologische Bezeichnungen beizubehalten.

Ich bin fest überzeugt, dass, wenn die Bezeichnung der Extensoren und Flexoren nicht von alters her existiert hätte, niemand auf die Idee gekommen wäre, alle Flexoren und alle Extensoren für gleichwertig (homolog) zu halten. Es hat sich der Begriff der Extension so sehr mit dem Begriff von dorsal verschmolzen, dass man sich nicht dazu verstehen wollte, Flexoren für dorsale Muskeln zu erklären.

Du Bois-Reymond macht bei Besprechung meiner Theorie (l. c.) folgende Bemerkung: „Die einzige Schwierigkeit, die sich der Stiedaschen Theorie bis hierher in den Weg stellt, ist der Umstand, dass sowohl die Gelenke als auch die Muskulatur für ihre verschiedenen Bewegungsformen so völlig durchgebildet sind, dass es schwer ist, sie als aus einer gemeinsamen Form entstanden zu denken.“ Du Bois hat mit seinem Einwurf gewiss recht, aber er weist denselben ebenso mit Recht in folgender Weise zurück: „Zieht man aber die Veränderlichkeit und Anpassungsfähigkeit des tierischen Organismus in Betracht, so wird man die Möglichkeit anerkennen müssen, dass die Verschiedenheit von Ellenbogen und Knie sich allmählich entwickelt

hat und die Ähnlichkeit der Streckmuskeln an Arm und Bein durch die Ähnlichkeit ihrer Funktionen klargelegt ist.“ Ich stimme dieser Anschauung vollkommen bei.

Ich wende mich nun zu der Erörterung über den Vergleich der beiden Knochen des Vorderarms und des Unterschenkels.

Es gilt heute in der vergleichend-anatomischen Wissenschaft für vollkommen sicher, dass der Radius (die Speiche) mit der Tibia (dem Schienbein) und die Ulna (Elle) mit der Fibula (dem Wadenbein) zu vergleichen sei. Es sind wohl gelegentlich andere entgegengesetzte Ansichten aufgetaucht, aber sie sind bald wieder untergegangen. Man hat umgekehrt den Radius mit der Fibula und die Ulna mit der Tibia verglichen, man hat den proximalen Abschnitt der Ulna dem proximalen Abschnitt der Tibia gleichgesetzt u. s. w. Ich werde im historisch-kritischen Teil diese Ansichten besprechen. Es ist hier nicht der Ort, alle die Wandlungen, die die Lehre der Vergleichung gemacht hat, durchzugehen und Gründe und Beweise dafür und dagegen zu erwägen.

Es kann heute als sicher gelten, dass der Radius homolog der Tibia, und die Ulna homolog der Fibula ist. Ich könnte mich mit diesem Ausspruch, der allgemein anerkannt ist, begnügen, wenn Eisler nicht neuerdings dagegen geschrieben hätte. Eisler nimmt den alten, fast vergessenen Vergleich wieder auf. Er will den Radius mit der Fibula und die Ulna mit der Tibia vergleichen und sagt: „Das Nichterkennen dieses verhältnismässig einfachen Thatbestandes hat uns eine grosse Anzahl unbefriedigender, mehr oder minder gewaltsamer Vergleichsversuche gebracht, die alle auf die Homologisierung des Radius mit der Tibia, der Ulna mit der Fibula, des Daumens mit der Grosszehe hinauslaufen, und sich in neuerer Zeit hinter Gegenbaurs Autorität verschanzen.“

Ich finde, wie bemerkt, keine Veranlassung, auf eine erneute Begründung des allbekannten Vergleichs einzugehen, ich halte

das für überflüssig. Nur einen Vorwurf, den Eisler allen Anhängern des Vergleichs (Radius und Tibia, Ulna und Fibula), also auch mir, macht, muss ich kurz zurückweisen, den Vorwurf, dass „die gewaltsamen Vergleichungsversuche sich in neuerer Zeit hinter Gegenbaurs Autorität verschanzen". Der Vergleich des Radius mit der Tibia und der Ulna mit der Fibula ist recht alt, er ist naturgemäss, selbstverständlich. Es lässt sich aber nicht leugnen, dass Gegenbaur sich viel Verdienst um die wissenschaftliche Begründung des Vergleichs erworben hat. Wenn ich daher heute es ausspreche, dass ich insonderheit gestützt auf die Gründe Gegenbaurs, mich zu jenem alten Vergleich bekenne, so habe ich mich damit keineswegs hinter Gegenbaurs Autorität verschanzt. Der Vergleich ist eben viel älter als Gegenbaurs Autorität.

Ich halte Eislers Einwand für nicht berechtigt. Ich gehe deshalb weder auf eine Zurückweisung seines Vergleichs (Radius-Fibula) ein, noch auf seine Gründe, die ihn zur Aufstellung einer abweichenden Ansicht veranlassten. Im historischen Abschnitt werde ich die Gründe Eislers bei Besprechung seiner Theorie anführen.

Wenn man Hand und Fuss bei Menschen und bei Säugern oder anderen Vierfüssern vergleicht, so wird der unbefangene Beobachter nicht daran zweifeln, dass sowohl der Daumen — der grossen Zehe, als auch die übrigen Finger den Zehen der Reihe nach entsprechen; er wird nicht Anstand nehmen, das Dorsum des Fusses dem Dorsum der Hand, und die Planta pedis der Vola manus zu vergleichen. Von den verschiedenen Formen der distalen Glied-Abschnitte kann dabei abgesehen werden. Trotzdem sind auch hier Zweifel an der Richtigkeit dieser unbefangenen Anschauung aufgetaucht. Man hat den Daumen mit der kleinen (fünften) Zehe, die grosse Zehe mit dem kleinen Finger verglichen, man hat noch andere sonderbare Vergleiche gemacht. Alle diese Ansichten und Vergleiche sind als voll-

kommen beseitigt anzusehen. Im historischen Abschnitt werde ich über Foltz's (1863) und Eislers (1895) Ansichten berichten.

Es sind demnach zu vergleichen:

Radius und Tibia,
Ulna und Fibula,
Ossa carpi und Ossa tarsi,
Ossa metacarpi und Ossa metatarsi.
Digiti I—V und Digiti I—V.

Auf den Vergleich der einzelnen Knochen der Hand- und der Fusswurzel untereinander näher einzugehen habe ich keine Veranlassung. Im ganzen sind die betreffenden Skelettabschnitte homolog, im einzelnen bestehen in der Deutung vielfache Meinungsverschiedenheiten, die aber für die Homologie der ganzen Gliedmassen nicht in Betracht kommen.

Vergleichen wir den Unterarm nebst Hand mit dem Unterschenkel nebst Fuss beim Menschen — wie sollen wir den betreffenden Vorderarm halten? Welche Stellung sollen wir dabei den Knochen des Vorderarms und der Hand geben? Die Knochen des Unterschenkels können in ihrer Lage nicht verändert werden.

Bringen wir, wie üblich — bei Beschreibung des Skeletts — den Vorderarm in eine Supinations-Stellung, sodass die Knochen des Vorderarmskeletts zu einander parallel stehen, so ist bei gleichzeitiger Strecklage der Hand — ganz einerlei, ob der Arm im Schultergelenk abduziert oder adduziert ist — die Vola manus und die Volarfläche des Vorderarms unzweifelhaft ventral, das Dorsum der Hand und die Dorsalfläche des Vorderarms unzweifelhaft dorsal gerichtet. Der Radius liegt dabei, je nach der Stellung des Vorderarms zum Rumpf, bei abduziertem Arm kranial, die Ulna kaudal, und bei adduziertem Arm, d. h. bei herabhängendem Arm, wie man gewöhnlich zu sagen pflegt, lateral, die Ulna medial.

Beim Unterschenkel und Fuss dagegen liegt alles anders. Lassen wir eine gezwungene abduzierte Stellung des Beines vollkommen beiseite, betrachten wir den Unterschenkel in seiner gewöhnlichen Lage bei stehenden Menschen und stehenden Tieren, so finden wir: die Fibula liegt lateral, die Tibia medial, also umgekehrt wie beim Vorderarm; der Fussrücken ist ventral, die Fusssohle dorsal gestellt; die Grosszehe steht beim Fuss medial, der Daumen bei dem supinierten Arm lateral.

Sind das nicht erhebliche Unterschiede? Ganz unzweifelhaft, aber man darf daraus bei Leibe nicht schliessen, dass nun die Tibia gleich der Ulna, die Fibula gleich dem Radius, die Gross-Zehe dem fünften Finger gleich zu setzen sei. Bewahre! Was muss man thun, um zu einem richtigen Vergleich zu gelangen?

Man muss den Vorderarm pronieren, dann die Hand dorsal flektieren, und den pronierten Vorderarm nebst dorsal flektierter Hand dem Unterschenkel und Fuss vergleichen. Oder anders: man muss dem Arm des Menschen diejenige Stellung geben, die die vordere Extremität des Säugetieres hat. — Stellen wir den Menschen auf seine vier Extremitäten, sodass er einem Vierfüssler gleichkommt, so sind die distalen Hauptabschnitte der Brustgliedmassen und die der Beckengliedmassen in der richtig zu vergleichenden Lage.

Bei dieser pronierten Stellung des Vorderarms stehen freilich die beiden Skelettknochen nicht mehr in derselben Lage wie früher bei supinierter Stellung, aber sie haben eine Lage gewonnen, die der Lage der Unterschenkelknochen nahekommt. Jetzt liegt der Radius und der Daumen medial, ebenso wie die Tibia und die Gross-Zehe, und die Ulna und der fünfte Finger liegen lateral, wie die Fibula und die fünfte Zehe.

Es ist, so weit meine litterarischen Kenntnisse reichen, schon von den älteren Autoren, schon von Flourens (1838) darauf aufmerksam gemacht, dass man bei einem Vergleich

zwischen Arm und Bein den pronierten Vorderarm mit dem Unterschenkel vergleichen müsse, um zu einem befriedigenden Resultat zu gelangen. Dann ist dies, wie es häufig geht, in Vergessenheit geraten.

Holl hat nun aber direkt ausgesprochen, dass auch die Unterschenkelknochen sich in einer Pronations-Stellung befinden; ich stimme ihm vollkommen bei. Der Unterschenkel ist festgestellt in pronierter Lage und kann nicht supiniert werden; der Vorderarm kann proniert und auch supiniert werden.

Um diese Behauptung, es müsse beim Menschen der pronierte Vorderarm mit dem Unterschenkel verglichen werden, näher zu begründen, müssen wir das Skelett eines Wirbeltieres prüfen, um zu untersuchen, wie daselbst die Verhältnisse liegen.

Nehmen wir das Skelett eines Hundes oder eines beliebigen andern Fleischfressers, z. B. eines Marders, so sehen wir: bei der Stellung des Tieres auf vier Extremitäten sind vorn Radius und Ulna einander nicht parallel, sondern sie befinden sich in einer gewissermassen gekreuzten Lage: das obere (proximale) Ende der Ulna liegt hinter dem oberen (proximalen) Ende des Radius, während das untere (distale) Ende des Radius medial, das untere (distale) Ende der Ulna lateral liegt, d. h. gerade so liegt, wie die betreffenden Knochen an dem pronierten Vorderarm des Menschen.

Betrachten wir das Bein, die hintere Extremität, so sehen wir, dass die Fibula keineswegs parallel zur Tibia steht, sondern dass ihr proximales Ende entschieden etwas nach hinten gerichtet ist, während das distale Ende lateral liegt — also auch hier beobachtet man eine gewisse Kreuzung der Knochen. Dürfen wir sagen, die vordere Extremitäten, der Arm und die Hand, seien in pronirter Stellung, so müssen wir auch sagen dürfen, die hintere Extremität ist auch in pronierter Stellung.

Eisler schreibt: „Eine Pronation des Unterschenkels (Holl, Stieda) existiert nicht.“

Ich bin der Überzeugung, dass gegen die obige Darstellung und Auffassung der Stellung der Unterschenkelknochen als einer pronierten sich gar nichts einwenden lässt.

Doch hiermit ist diese Angelegenheit noch nicht erledigt. Vergleichen wir den pronierten Vorderarm des Menschen mit dem Unterschenkel, so ergeben sich dennoch immerhin einige Unterschiede, auf die ich aufmerksam machen muss.

Am Unterschenkel des Menschen liegt die Tibia medial, die Fibula lateral, oben (proximal) wie unten (distal). Am Vorderarm dagegen ist die Lage doch eine etwas andere, insofern zwischen dem proximalen und distalen Ende Unterschiede obwalten. Am distalen Ende des Vorderarms liegen die Knochen wie am Unterschenkel, der Radius medial, die Ulna lateral; am proximalen Ende dagegen liegt der Radius nicht medial, sondern vorn, die Ulna nicht lateral, sondern hinten. Die beiden Knochen haben eine gekreuzte Stellung. Nun macht freilich Holl mit Recht darauf aufmerksam, dass auch beim Unterschenkel die Achsen der beiden Knochen keineswegs parallel liegen, sondern sich kreuzen; es liege das obere (proximale) Ende der Fibula — schreibt Holl — nicht aussen (lateral), sondern aussen (lateral) und hinten an dem oberen Ende der Tibia; auch das untere Ende der Fibula liegt nicht streng nach aussen (lateral), sondern etwas hinten und aussen. Holl hat gewiss mit dieser Beobachtung recht, aber das Verhältnis tritt nicht so deutlich hervor, um alle etwaigen anderen Zweifel zu beseitigen. Ein gewisser Unterschied zwischen dem pronierten Vorderarm und dem Unterschenkel besteht immerhin; ich will hier noch ein anderes Merkmal hervorheben, um dann später — an meiner oben aufgestellten Theorie festhaltend — beide Merkmale zu erklären.

Die Vorderarmknochen, Radius und Ulna, haben jeder eine besondere Gelenkfläche am Humerus; die radiale Gelenkfläche (Eminentia capitata oder capitulum) liegt lateral (oder vorn), die ulnare Gelenkfläche (Trochlea humeri) liegt medial (nach hinten). Am Unterschenkel dagegen hat nur die Tibia eine gelenkige Verbindung mit dem Femur, die Fibula artikuliert nicht mit dem Femur, sondern nur mit der Tibia, wie die Ulna mit dem Radius in Verbindung ist.

Die Articulatio tibio-fibularis (superior) entspricht ohne Zweifel der Art. radio-ulnaris superior. Es hat sich demnach die Fibula von dem Femur freigemacht.

Daraus folgt nun meiner Ansicht nach folgendes: Es sind nicht beide Epicondylen des Humerus den beiden Epicondylen des Femurs zu vergleichen, wie aus der gleichen Benennung vielleicht geschlossen werden könnte, sondern beide Condyli femoris oder, kürzer ausgedrückt, die Gelenkrolle des distalen Femurendes ist zu vergleichen mit der radialen Gelenkfläche am distalen Ende des Humerus. Es sind eben beide Condyli femoris nur als eine Gelenkfläche aufzufassen. Ein der ulnaren Gelenkfläche des Humerus entspringender Knochenabschnitt fehlt am distalen Ende des Femur vollständig.

Wie ist dies zustande gekommen? Wie und warum haben sich die ursprünglich gleichstehenden Skelettteile in ihrer Lage verändert?

Ich stelle mir vor, dass zu einer gewissen Zeit die beiden Skelettknochen eine „Mittellage" zwischen Supination und Pronation gehabt haben. In dieser Mittellage liegt der Radius (die Tibia) vor der Ulna (Fibula), d. h. der Radius (Tibia) liegt kranial, die Ulna (Fibula) liegt kaudal.

Aus dieser Mittellage bildet sich beim Vorderarm (des Menschen) die freie Beweglichkeit der Pronation und Supination heraus; beim Unterschenkel vollzieht sich allmählich

auch eine Pronation, aber die beiden Knochen bleiben in der Pronations-Stellung. Der Radius (Tibia) rückt medianwärts, die Ulna (Fibula) bleibt in ihrer Stellung.

Nun aber vollzieht die Ulna (Fibula) allendlich noch eine Schlussbewegung (ich nenne diese Bewegung Superpronation); sie dreht sich weiter um eine zwischen beiden Knochen liegende Achse, wodurch allendlich der Radius (die Tibia) medial und die Ulna (Fibula) lateral zu liegen kommt.

Ich behaupte demnach, der Vorderarm nebst Hand, wie der Unterschenkel, machen eine Pronations-Bewegung. Dabei bewegt sich nicht allein der Radius (Tibia) um die Ulna (Fibula), sondern auch die Ulna (Fibula) führt eine Bewegung um die Achse des Gliedmassen-Abschnitts aus.

Freilich ist diese Bewegungstheorie nur eine Hypothese: ich habe die Bewegung der Knochen des Unterschenkels nicht beobachtet, ich kann dieselbe nicht demonstrieren. Doch möchte ich hier hervorheben, dass diese Pronations-Theorie schon von andern Autoren ausgesprochen worden ist — von Flourens (1838) und Holl (1895). Holl hat in scharfer Weise die Pronations-Stellung des Unterschenkels hervorgehoben und den pronierten Vorderarm mit dem pronierten Unterschenkel verglichen. Auch Albrecht spricht von einer Bewegung des Radius, die er die präaxiale Drehung des Radius nennt.

Wenn nun wirklich zugegeben wird, dass eine Pronation der distalen Abschnitte beider Gliedmassen thatsächlich stattgefunden hat, dass der Unterschenkel proniert wurde und in dieser Pronations-Stellung beharrte, dass der Vorderarm proniert wurde, aber beim Menschen und einigen Säugetieren in die Mittelstellung resp. in eine Supinations-Stellung zurückgeführt werden kann, dann ist doch unzweifelhaft die Frage berechtigt: warum musste eine Pronation der Gliedmassen eintreten?

Ich antworte darauf kurz: um eine gehörige Trittfläche für

das Aufsetzen der Gliedmassen bei der Fortbewegung, bei der Lokomotion zu gewinnen.

Ich stelle mir den Hergang folgendermassen vor: die Gliedmassen sind ursprünglich Platten, die rechtwinkelig vom Körper abstehen; an den Platten unterscheide ich eine dorsale und eine ventrale Fläche, einen kranialen und einen kaudalen Rand. Die Platten werden zunächst an den Körper herangezogen, werden adduziert. Sie bewegen sich zuerst um eine Achse, die mit der Längsachse des Körpers parallel liegt; die beiden Flächen jeder Extremität haben ihre Stellung dabei nicht verändert, wohl aber die beiden Ränder; der kaudale Rand ist medial, der kraniale Rand ist lateral gelagert worden. Am Schluss der Bewegung liegen nun die Gliedmassen mit ihrer Längsachse der Längsachse des Stammes parallel — zum Stehen, Gehen und Vorwärtsbewegen sind sie unbrauchbar,

Nun erfolgt eine weitere Lagenveränderung der Extremitäten; sie machen im Schulter- resp. im Hüftgelenk eine Bewegung (Flexion) um eine frontale (transversale) Achse, sodass sie wieder eine — wie anfangs — rechtwinkelige Stellung zur Längsachse des Körpers einnehmen. Das Tier hat sich auf seine vier vielleicht noch ungegliederten Extremitäten gestellt. Nun erfolgt die eigentliche Knickung der Gliedmassen, denn mit den nichtgeknickten, ungegliederten Extremitäten konnte das Tier nur wie auf Stelzen gehen. Es erfolgt zunächst eine dorsale Bewegung (Flexion) der Brustgliedmassen im Schultergelenk, dann eine ventrale Bewegung (Flexion) der Beckengliedmassen im Hüftgelenk, also in entgegengesetztem Sinne. Dann weiter gliedern sich die Extremitäten durch entgegengesetzte Knickung in ihrer Mitte; die Brustgliedmassen werden nach vorn, die Beckengliedmassen nach hinten geknickt; vorn bildet sich ein Ellenbogen, hinten ein Knie. Man kann hier ein Cylindergelenk annehmen mit einfacher ursprünglich frontal stehender Achse. An den Brustgliedmassen ist nur eine ventrale, an den Becken-

gliedmassen nur eine dorsale Flexion möglich. (Ellenbogen- und Knie-Stellung.) Das ist alles bereits auseinandergesetzt worden.

Wenn nun noch eine weitere Knickung im distalen Abschnitt jeder Extremität eintreten sollte, also zwischen Vorderarm und Hand, wie zwischen Unterschenkel und Fuss, so konnte das bei der ursprünglichen Stellung der Extremitäten auf zweierlei Weise geschehen. Fuss und Hand konnten sich beide dorsalwärts knicken, dann kam die Volar- resp. Ventral-Fläche auf den Boden und wurde so zur Trittfläche, oder sie konnten sich ventralwärts knicken, dann kam die Dorsal-Fläche auf den Boden. Im ersteren Fall, wo die Ventralfläche auf den Boden kam, war aber infolge der dorsalen Flexion die Spitze der Gliedmassen nach hinten gerichtet. Alles das erscheint, wenn man es probiert, sehr unzweckmässig.

Um nun die Ventralfläche zur Trittfläche zu machen, d. h. zur Volar- resp. Plantar-Fläche, und dabei an beiden Extremitäten, der vorderen wie der hinteren, die Spitzen der Gliedmassen nach vorn zu richten, war es noch nötig, den im Ellenbogen- resp. Kniegelenk abgegliederten Extremitäten-Abschnitt um seine eigene Längsachse zu drehen, d. h. eine Pronationsbewegung auszuführen. Dadurch kommt freilich die Dorsalfläche des Gliedabschnittes nach vorn, die Ventralfläche nach hinten — aber es ist nun möglich, an der Hand resp. am Fuss die Dorsalfläche nach oben, die Ventralfläche oder Volar- resp. Plantarfläche nach unten zu kehren. Bei den Hinter- oder Beckengliedmassen ist die eingetretene Pronationsstellung zu einer bleibenden, stationären geworden. Bei den Vorder- oder Brustgliedmassen ist eine Rückwärtsbewegung (Supination), deren Resultat die ursprüngliche Stellung ist, beim Menschen und bei einigen Wirbeltieren noch möglich.

Beide Antworten auf die Frage: Wie und wann trat eine Pronation ein? sind hypothetisch gegeben, sie sind nicht direkt aus einer Beobachtung hervorgegangen. Ist diese Theorie

der Pronation richtig, so muss sie auf ontogenetischem, wie phylogenetischem Wege bewiesen werden. Vor allem erscheint mir eine eingehende Prüfung der ganzen Reihe von Wirbeltieren sehr notwendig. Ich wage es nicht, meine eigenen sehr geringen Beobachtungen und Untersuchungen der Extremitäten der Wirbeltiere hier einzuschieben und zu verwerten. Ich würde mich auf ein Gebiet begeben, das ich heute noch zu wenig kenne, und das ich nicht so schnell durcharbeiten kann, als es im Interesse der Lösung der Frage wünschenswert erscheint. Die phylogenetische Lösung und Beantwortung der Frage ist offenbar sehr wichtig. Vorarbeiten dazu sind bereits gemacht von Martins (41—44), Sabatier (54), Albrecht (1) und vor allen von Tornier (58). Auf diese Abhandlungen verweise ich alle diejenigen Forscher, die hiermit sich beschäftigen wollen.

Es ist hier eine Lücke in meiner Darstellung, die ich jetzt nicht ausfüllen kann. Aber für meine Theorie sehe ich darin keinen Nachteil.

Um zu einem sicheren Vergleich der Gliedmassen zu gelangen, muss der pronierte Vorderarm des Menschen dem (pronierten) Unterschenkel gleichgesetzt werden. Es haben bereits viele andere Autoren vor mir die Pronation des Vorderarms gefordert und damit stillschweigend die pronierte Stellung des Unterschenkels anerkannt.

Die Pronations-Stellung des Unterschenkels wird nur von solchen Autoren geleugnet, die sich beim Vergleich der Extremitäten auf eine ganz andere Basis als Ausgangspunkt stellen, als ich es gethan habe.

2. Die Muskeln.

Wenden wir uns nun zur Erörterung der Weichteile. Ist die von mir aufgestellte Hypothese des Vergleichs der Skeletteile richtig, so ergiebt sich der Vergleich der Weichteile, vor allem der Muskeln, von selbst.

Die vergleichende Muskellehre ist ein sehr weites Gebiet; das Feld der Untersuchung ist sehr ausgedehnt. Um aus eigener Anschauung ein Bild der Verhältnisse, wie sie bei den verschiedenen Wirbeltieren liegen, zu gewinnen, habe ich bei einer grossen Anzahl, insonderheit an Säugetier-Extremitäten, die Muskeln präpariert, allein ich muss offen gestehen, dass die Zahl der untersuchten Individuen wie Arten doch zu gering ist, um hier als Grundlage für die Erörterung zu dienen. Ich beschränke mich darauf, die Muskeln der Extremitäten des Menschen mit einander zu vergleichen. Es wäre ausserordentlich anziehend, wenn ein Forscher selbständig gerade mit Rücksicht auf meine Theorie die Muskeln aller Wirbeltiere einer erneuten Prüfung unterziehen würde.

Über die Muskulatur, die die beiden Extremitäten mit dem Stamm verbindet, will ich mich nicht auslassen. Wie ich bereits oben gesagt habe, sind die Skelett-Teile des Schulter- wie Beckengürtels keineswegs endgültig gedeutet, deshalb ist auch nicht zu verwundern, wenn in betreff der Deutung der Muskulatur nichts Sicheres auszuführen ist. Meiner Ansicht nach könnte es sich vor allem darum handeln, die dorsal und ventral gelegenen Muskeln im allgemeinen zu vergleichen, und was als dorsal und ventral in der ersten Anlage anzusprechen ist, darüber hat die Embryologie uns zu belehren. Hier ist das Feld weit und offen.

In Betreff der Muskulatur des Oberarms und Oberschenkels muss ich hier betonen, dass bei einem Vergleich man nur die Lage berücksichtigen darf. Das alte Prinzip des Vergleichs der Muskeln nach ihren Funktionen ist entschieden verwirrend und deshalb verderblich gewesen.

Ich frage deshalb, was für Muskeln haben am Oberarm und am Oberschenkel dieselbe homologe Lagerung?

Am Oberarm des Menschen liegt ventral der Musculus biceps brachii und der Musculus brachialis internus; am

Oberschenkel ventral der Musculus extensor cruris quadriceps und der Musculus sartorius. Ich nehme keinen Anstand, den Musculus biceps brachii und den Musculus quadriceps cruris mit einander zu homologisieren — beide Muskeln haben ihren Ansatz an homologen Knochen, der Musculus biceps an dem Radius, der Musculus quadriceps an der Tibia.

Am Oberarm liegt dorsal der M. triceps brachii, am Oberschenkel liegen dorsal die M. biceps, M. semitendinosus und M. semimembranosus. Ich nehme auch hier nicht den geringsten Anstand, den M. triceps brachii und den M. biceps femoris mit einander zu homologisieren — beide Muskeln haben ihre Enden an den homologen Knochen, der M. triceps brachii an der Ulna, der M. biceps an der Fibula. Weiter will ich nicht mit meinen Behauptungen gehen.

In betreff der Muskelgruppen, die als Adduktoren des Oberschenkels und des Oberarms gelten, die man anatomisch wohl als „mediale“ (innere) Gruppe zu bezeichnen pflegt, will ich mich aus Vorsicht nicht äussern. Ich erwarte hierüber, wie über die Einzelheiten weitere Aufklärung aus eingehenden embryologischen und vergleichend-anatomischen Forschungen.

Eine Randbemerkung muss ich aber hier machen. Will man, wie bisher, die Extensoren des Oberarms den Extensoren des Oberschenkels, und die Flexoren den Flexoren homologisieren, so stösst man dabei auf unüberwindliche Schwierigkeiten, die in den verschiedenen Insertionen der betreffenden Muskeln und Sehnen liegen. Der M. biceps brachii inseriert sich am Radius, der M. biceps femoris inseriert sich an der Fibula; Radius und Fibula sind aber nicht homolog. Ich meine, man darf nicht zwei Muskeln homolog nennen, die an nicht homologen Knochen ihren Ansatzpunkt haben.

Wenden wir uns zu den Vorderarm- und Unterschenkel-Muskeln, wobei Hand und Fuss mit in Betracht gezogen werden.

Wir können hier mit Rücksicht auf die pronierte Stellung des Vorderarms und Unterschenkels die homologe dorsale und ventrale Gruppe trotz der veränderten Lage im Raum sehr gut wiedererkennen. Im Anschluss an die Forschung *Bardelebens* homologisiere ich:

dorsale Gruppe:

Vorderarm		Unterschenkel
M. radial. extern. longus „ „ „ brevis	—	M. tibialis anticus
M. ulnaris externus	—	M. peronaeus tertius
M. extens. digit. communis	—	M. ext. dig. communis
M. extens. indicis M. extens. digiti minim. Musculi ext. pollicis. l. et. br.	—	M. ext. digit. com. brevis.

Ich habe früher gemeint, die kleinen isolierten Extensoren der Finger seien als abgelöste Teile des Ext. dig. communis anzusehen, und der Ext. digit. communis brevis des Fusses hätte keine Homologie am Vorderarm. Mit Rücksicht auf die entsprechenden Verhältnisse an den ventralen Flächen glaube ich doch, dass man auch an den *dorsalen* Flächen zwei Schichten von Extensoren zu unterscheiden hat: eine oberflächliche, den Ext. digit. communis des Vorderarms, der dem Ext. digit. communis longus des Unterschenkels entspricht, und eine tiefere Schicht, die isolierten Extensoren der Finger am Vorderarm und der Ext. digit. communis brevis am Unterschenkel. resp. am Fuss.

Ventrale Gruppe:

Vorderarm		Unterschenkel
M. palmaris	—	M. plantaris
(1. M. flex. dig. superior)		
M. flex. dig. *radialis*	—	M. flexor. dig. *tibialis*
(2. M. flex. dig. superficialis)		
M. flex. dig. *ulnaris*	—	M. flex. dig. *fibularis*
(3. M. flexor. dig. profundus M. flexor. hallucis et digit. pedis)		

Vorderarm		Unterschenkel
M. radialis internus (flexor carpi radialis)	—	M. tibialis posticus
M. ulnaris internus (flex. carpi ulnaris)	—	M. peronaeus longus et brevis.

Dieser Übersicht muss ich einige Worte hinzufügen.

Im allgemeinen befinde ich mich in Übereinstimmung mit Bardeleben (I[a]). Meine hier mitgeteilte Übersicht weicht von der früheren nicht ab. Ich habe auch jetzt den M. ulnaris extern. (Ext. carpi ulnaris) dem Peronaeus tertius verglichen, und den M. ulnaris intern. (flex. carpi ulnaris) den Mm. peronaei longus et brevis. Bardeleben hat dieser Deutung entgegengestellt, dass dies nicht mit der Nervenverteilung stimmt. Er meint, der Peronaeus brevis sei dem Ulnaris extern. (Ext. carp. ulnaris) zu vergleichen, weil beide ihre Äste von den einander homologen Nervenstämmen Peronaeus und Radialis erhalten. Aber nach meiner Darstellung, bei der der M. peronaeus tertius gleich dem M. uln. extern. ist, erhalten auch beide Muskeln ihre Nervenäste aus homologen Nervenstämmen, aus dem N. Peronaeus und dem N. radialis. Ich kann mich nicht entschliessen, den M. peronaeus brevis als dorsalen Muskel anzuerkennen. Ich nehme an, der Uln. internus ist am Bein verdoppelt, insofern er durch beide Peronaei repräsentiert wird.

In betreff des M. peronaeus longus bleibe ich vorläufig bei meiner Ansicht. Bardeleben vergleicht den M. ulnaris internus dem M. gastrocnemius, weil er bei Säugetieren keinen Peronaeus longus findet. Weiter fortgesetzte Forschungen werden hier wohl eine allendliche Entscheidung bringen.

Auf einen Vergleich der Muskeln im einzelnen mit besonderer Rücksicht auf Ursprung und Ansatz bin ich nicht eingegangen: einmal, weil hier unzweifelhaft vielfache Anpassungen Änderungen herbeiführen, andererseits aber auch, weil ich ins-

besondere bei den Fussmuskeln auf die Homologie der Fusswurzelknochen hätte eingehen müssen; da käme ich aber in ein vielfach von abweichenden Meinungen durchzogenes Gebiet, von dem ich lieber fern bleibe.

3. Die Nerven.

Ich wende mich nun zu der Homologisierung der Nerven. Es liegt auf der Hand, dass die Nerven in erster Linie entsprechend den Muskeln zu homologisieren sind. Wollte man ohne weiteres auf Grundlage der Muskel-Homologieen die Nerven ordnen, so könnte man sehr schnell zu einem einfachen Ergebnis gelangen. Aber es muss doch dem thatsächlichen Befund, sowohl in Hinsicht auf die Muskel-, als auch auf die Hautnerven, Rechnung getragen werden. Arbeiten, die die Verteilung der Nerven mit Rücksicht auf meine ausgesprochenen Gesichtspunkte untersuchen, giebt es nach meiner Kenntnis keine.

Bleiben wir stehen bei der bereits wiederholt ausgesprochenen Hypothese, dass die Gliedmassen als Platten entstehen, an denen eine dorsale und eine ventrale Fläche oder Gebiet zu erkennen ist. In jeder Gliedmasse lässt sich als Achse das Knochenskelett erkennen, demnach ist sowohl an der dorsalen wie an der ventralen Fläche eine von Haut überzogene Muskelschicht unterscheidbar. Wir haben demnach weiter an jeder Extremität in Bezug auf die Nerven wie bei den Muskeln dorsale und ventrale Haut- und Muskelnerven zu unterscheiden.

Ich knüpfe hier an die Ansichten von Goodsir (Nr. 25, 1868) Paterson (48—50, 1889) und Eisler (13, 1892) an.

Goodsir lässt die Extremitäten entstehen aus den Seitenwänden des Körpers, Paterson dagegen stellt die Gliedmassen als Auswüchse der ventralen und der lateralen Körperfläche dar — nicht des ganzen Körpers. An jeder Gliedmasse kann demnach eine dorsale und eine ventrale Fläche oder Ge-

biet unterschieden werden. Trotzdem die Extremitätenknospen mehreren Segmenten des Körpers angehören, ist in den Extremitäten selbst doch keine Segmentierung zu erkennen. Die zu den Gliedmassen hinzutretenden Nervenstämme sind von den ventralen Ästen der Rückenmarksnerven abzuleiten, sie sind demnach einem typischen Interkostal-Nerven zu vergleichen.

Der Stamm eines jeden vom Rückenmark mit dorsalen und ventralen Wurzeln entspringenden Nerven spaltet sich bekanntlich in einen dorsalen und ventralen Ast (N. intercostalis). Jeder Nervus intercostalis teilt sich wieder in einen R. anterior und einen R. lateralis — beim Menschen — und jeder R. lateralis wieder in einen R. dorso-lateralis und einen R. ventro-lateralis.

Inwieweit nun die dorsalen und die ventralen Nerven einer Extremität auf die ventralen Äste eines typischen Rückenmarksnerven oder auf dessen Zweige zurückzuführen sind, darüber sind die Autoren nicht derselben Ansicht.

Goodsir (25), der die Extremitäten als Knospen der Seitenfläche des Körpers entstehen lässt, vergleicht die Extremitäten-Nerven nur dem lateralen Zweige eines typischen Interkostalnerven; danach wären die dorso-lateralen Zweige den dorsalen, die ventro-lateralen Zweige den ventralen Extremitäten-Nerven gleich zu setzen.

Paterson (48—50 l. c.), der, wie oben bemerkt, die Gliedmassen als Auswüchse der ventralen und der lateralen Körperfläche ansieht, vergleicht demnach die zu einem Plexus sich vereinigenden Nervenäste dem ganzen Interkostalnerven. Er fasst denn, wie aus seiner Schilderung und aus der übersichtlichen Abbildung (l. c. S. 287 Fig. 2) hervorgeht, die ventralen Nerven der Extremitäten als den R. anterior (ventralis) eines N. intercostalis und die dorsalen Extremitäten-Nerven als den R. lateralis eines N. intercostalis auf.

Eisler (13, l. c. 1892) stimmt im allgemeinen der Meinung Patersons bei. Eisler sagt: „Paterson trägt embryologische

und vergleichend-anatomische Thatsachen zusammen, um darzulegen, dass man die Plexuswurzeln dem ganzen Interkostalnerven gleichsetzen müsse, und das ist auch der Fall.“ Und dann weiter: „So gut gewählt also Patersons Beweismaterial ist, so kann ich doch seinen Folgerungen nicht beistimmen, denn er sieht die Teilung der Plexuswurzeln in sekundär dorsale und ventrale Trunci an, wie die Teilung der Interkostal-Nerven in die Rami perforantes lateralis et anterior. Nun ist aber der sekundäre dorsale Truncus der Plexus-Nerven rein dorsaler Natur, der Ramus perforans lateralis des Interkostal-Nerven dagegen spaltet sich selbst wieder in einen dorso-lateralen und ventro-lateralen Zweig, von denen letzterer rein ventraler Natur ist. So komme ich“ — sagt Eisler, „zu dem Schlusse, dass der sekundäre dorsale Truncus der Plexus-Nerven nur dem lateralen Zweig eines Ramus perfor. lateralis homolog sein kann, der sekundäre ventrale Truncus dagegen dem ventro-lateralen Zweig des R. lateralis und dem Ram. perf. anterior natürlich nur einschliesslich der zugehörigen Muskeläste. Dann decken sich die Begriffe dorsal und ventral, wie wir sie für die Orientierung am Rumpfe gebrauchen, mit den gleichen Begriffen an den Extremitäten, letztere in ihrer phylogenetischen und ontogenetischen Stellung betrachtet.“

Auf die hier ausgesprochene Differenz der Ansichten Patersons und Eislers gehe ich nicht weiter ein. Für meinen Zweck genügt es hier, an der Ansicht festzuhalten, dass die Extremitäten-Nerven den ventralen Ästen der typischen Rückenmarksnerven zu vergleichen sind und dass in jedem Plexus sowohl dorsale wie ventrale Nerven zu unterscheiden sind. Paterson hat ferner darauf hingewiesen, dass die Plexus-Wurzeln, d. h. die zu einem Plexus zusammentretenden Nervenstämme teilbar und spaltbar sind, und dass man, darauf sich stützend, die dorsalen und ventralen Extremitäten-Nerven auf eine dorsale und eine ventrale Schicht des Plexus zurückführen

kann. Eisler hat auch diese Entdeckung Patersons bestätigt.

In Bezug auf die Zurückführung der Extremitäten-Nerven auf dorsale und ventrale Schichten des Plexus liegen eigentlich nur die erwähnten Arbeiten Patersons und Eislers vor; diese Arbeiten beschäftigen sich aber nur mit den Beckengliedmassen. In betreff der Brustgliedmassen liegen, so weit meine Kenntnis reicht, keine Arbeiten vor, die auf Grund der Spaltungsmethode eine Trennung dorsaler und ventraler Nervenstämme der Extremitäten angenommen haben.

Eigene, an Kinderleichen vorgenommene Untersuchungen, die ich nach dieser Richtung hin begonnen hatte, haben mir keine Resultate ergeben; vielleicht, weil die Leichen in besonderer Weise zu derartigen Untersuchungen vorbereitet werden müssen; vielleicht auch, weil auf diesem Wege zu keinem Ziele zu gelangen ist. — Das, was die Autoren zu solchen Untersuchungen veranlasst hat, war übrigens etwas ganz anderes, nämlich es sollte der Versuch gemacht werden, wie weit der einzelne Extremitäten-Nerv auf proximale (kraniale) und distale (kaudale) Rückenmarks-Nerven zurückgeführt werden kann. Dahin zielen insbesondere die Arbeiten Schwalbes (Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1881, S. 915—975). Aber diese Frage interessiert mich in betreff der Homologie der Nervenstämme gar nicht.

Es sind an jeder Gliedmasse (Brust- wie Beckengliedmassen) dorsale und ventrale Haut- und Muskelgebiete, und dementsprechend auch zwei Nervengruppen, eine dorsale und eine ventrale Nervengruppe, zu unterscheiden; ich werde dieselbe hier kurz als Dorsalgruppe und Ventralgruppe bezeichnen.

Es wird sich freilich zeigen, dass — beim Menschen wenigstens — in keiner Extremität die beiden Gruppen vollständig von einander getrennt sind, sondern dass vielfach Verbindungen

— fälschlich Anastomosen, richtig Verflechtungen — bestehen. Aber das ist selbstverständlich, denn unsere Gliedmassen sind nicht scharfrandige, dorso-ventral gestellte Platten, sondern mehr oder weniger walzenförmig.

Die Nerven der Schulter und des Beckens (Hüfte) lasse ich vollständig beiseite. So lange die Grundlagen, das knöcherne Skelett, sowie die Muskulatur, nicht in gehöriger Weise homologisiert worden sind, kann von einem Vergleich der Nerven keine Rede sein.

Welche Extremitätennerven gehören in den Brustgliedmassen zur Dorsal- und welche Nerven zur Ventral-Gruppe?

Zur Dorsal-Gruppe gehört meines Erachtens in erster Linie der N. radialis. Er innerviert den M. triceps brachii, ferner die dorsale Muskelgruppe des Vorderarms und der Hand, die sog. Extensoren und Supinatoren; mit seinen Hautästen verbreitet er sich im dorsalen Gebiet der Haut des Oberarms, des Vorderarms, am Rücken der Hand. Allein es ist nicht zu übersehen, dass der Rücken der Hand zum Teil seine Nervenzweige durch Vermittelung des N. ulnaris bezieht. Wir müssen demnach schliessen, dass ein freilich nur kleiner Teil der ursprünglich dorsalen Nerven eine weite Strecke in der Bahn des N. ulnaris verläuft.

Zur Ventral-Gruppe gehört in erster Linie der N. medianus, dann weiter der N. ulnaris, der N. musculocutaneus und die beiden Hautnerven (N. cutaneus brachii medius et medialis s. internus). Dass diese Nervenstämme eigentlich zusammengehören, unterliegt keinem Zweifel: sowohl vergleichend anatomische Thatsachen, als die vielfach vorkommenden Varietäten bei Menschen (cf. W. Höfer: Vergleichend-anatomische Studien über die Nerven des Armes und der Hand. München 1892), die sog. „Diploneurie" einzelner Muskeln sind als Beweise für die Richtigkeit der Behauptung anzusehen. Nur darf man nicht den N. medianus oder die Medianus-Gruppe

kurz als Ventral-Gruppe ansehen, weil, wie oben bemerkt, in der Bahn des N. ulnaris entschieden (beim Menschen) dorsale Nervenzweige ihren Weg nehmen. — Von den Zweigen der Medianus-Gruppe werden innerviert: am Oberarm die ventralen Muskeln, die sog. Beuger, am Vorderarm die ventralen Muskeln, die sog. Flexoren und Pronatoren, und in der Hand alle Muskeln der Vola. Es lässt sich vielleicht hieraus folgern, dass die Pronatoren den ventralen, die Supinatoren den dorsalen Muskelgruppen zuzurechnen sind. Ferner werden von den Nerven der Medianus-Gruppe, wie von den Ästen des N. medianus versorgt: das ventrale Gebiet der Haut am Oberarm, das ventrale Gebiet der Haut am Vorderarm (Beugeflächen) und die Vola manus, die Handfläche.

Wie ordnen sich die beiden Gruppen, die Dorsal- und Ventral-Gruppe an den Beckengliedmassen?

Hier findet sich ebenso wenig wie an den Brustgliedmassen eine vollständige Trennung beider Gruppen, sondern eine noch viel innigere Verflechtung der einzelnen Nerven beider Gruppen.

Zur Ventral-Gruppe gehört in erster Linie der N. femoralis (N. cruralis) sowohl mit seinen Muskel- wie mit seinen Haut-Ästen. Er innerviert die ventralen Muskeln des Oberschenkels (den M. quadriceps cruris, M. sartorius), er giebt Zweige an das ventrale Hautgebiet des Oberschenkels (Rami cutanei anteriores N. femoralis) und einen Teil des ventralen Gebiets des Unterschenkels und der Planta pedis (Rami cutanei cruris mediales, Nervi sapheni, der alte N. saphenus major). Dorsale Nervenfäden scheint der N. femoralis resp. N. saphenus major für gewöhnlich nicht zu führen, es sei denn, dass man die Endzweige des N. saphenus major am tibialen Rand der grossen Zehe als dorsale Nerven ansehen will.

Die übrigen Nerven sowohl der Ventral- wie der Dorsal-Gruppe sind anfangs am Oberschenkel zu einem einzigen

gemeinschaftlichen Stamm, dem sog. N. ischiadicus, vereinigt, der erst am Unterschenkel und weiter dann am Fusse sich in seine Einzeläste auflöst. Der N. ischiadicus, wie derselbe aus dem For. ischiadicum am Oberschenkel hervortritt, repräsentiert dorsale und ventrale Nerven; die vom N. ischiadicus am Oberschenkel abgehenden, für die dorsalen Muskeln (M. biceps, M. semimembranosus, M. semitendinosus) bestimmten Zweige, so wie der N. cutaneus femoris posterior gehören offenbar zur Dorsal-Gruppe. In der Kniekehle oder früher trennt sich der N. peronaeus bekanntlich vom Nervus tibialis. Der N. tibialis und dessen Endäste, N. plantaris medialis und N. plantaris lateralis sind der Ventral-Gruppe zuzurechnen; der N. peronaeus ist in der Hauptsache ein dorsaler Nerv. Er ist aber nicht rein dorsal. Freilich giebt er Muskelzweige an die dorsalen Muskeln des Unterschenkels und Fusses (M. tibialis antic. Ext. dig. com. longus et brevis, M. peronaeus tertius), freilich giebt er auch Hautäste an die Haut des Unterschenkels und des Fussrückens. Aber der N. peronaeus giebt auch Äste an die Haut der Wade, d. h. an das ventrale Gebiet des Unterschenkels: N. cutaneus surae lateralis und N. cutan. surae medius. Hiernach muss man schliessen, dass auch ventrale Nerven in der Bahn des N. peronaeus verlaufen.

Über die Zugehörigkeit des N. tibialis und seiner Muskel- und Hautäste zur Ventral-Gruppe kann kein Zweifel sein, — er innerviert diejenigen Muskeln am Unterschenkel wie am Fuss, die unzweifelhaft als ventrale anzusehen sind: die Mm. triceps surae (M. gastrocnemius et Soleus) M. tibialis posticus, flexor digit. l. etc.).

Nun ist aber noch ein Punkt zu erwähnen: Die Innervation des M. peronaeus durch den N. peronaeus. Wir haben bereits bei der Besprechung der Muskulatur in betreff des M. peronaeus gewisse Schwierigkeiten gehabt, — dieselben Schwierigkeiten stellen sich auch hier entgegen. Sollen der M. peronaeus

und damit auch die dazu gehörigen Äste des Nervus peronaeus der dorsalen oder der ventralen Gruppe zugeteilt werden?

Die Stellung des Muskels ist meiner Ansicht nach zweifelhaft. Wären die die dorsale und ventrale Gruppe betreffenden Nerven scharf getrennt, so könnte man diese als Wegweiser benutzen; da aber, wie oben gezeigt, die Nervengruppen gemischt sind, so können die Nerven nicht als Fingerzeig benutzt werden — was ich gegen Bardeleben bemerke.

Ich bin vorläufig geneigt, die Musculi peronaei der Ventral-Gruppe zuzuzählen und demnach zu schliessen, dass die sie innervierenden Nerven-Äste auch ventral sind, aber dennoch mit den rein dorsalen Ästen des N. peronaei in einer gemeinschaftlichen Bahn mitlaufen.

Hiernach wären die Brust- und Beckengliedmassen in folgender Weise zu homologisieren:

Der N. musculo-cutaneus des Oberarms ist zu vergleichen dem N. femoralis des Oberschenkels, sowohl mit seinen Muskel- wie mit seinen Haut-Ästen. Beide Nerven sind im wesentlichen ventrale, doch laufen in ihren Bahnen, wie es scheint, auch einige dorsale Fäden.

Dem N. ischiadicus des Oberschenkels entsprechen die drei grossen Stämme des Arms während ihres Verlaufs am Oberarm: N. radialis, medianus und ulnaris; der N. ischiadicus ist demnach ein aus dorsalen und ventralen Stämmen gemischter Nerv. Dem N. radialis der Brustgliedmassen entsprechen am Oberschenkel die zu den dorsalen Muskeln (M. biceps, M. semimembranosus, M. semitendinosus.) hingehenden Äste des N. ischiadicus; am Unterschenkel der N. peronaeus mit seinen beiden Ästen. Der N. radialis wie die ihm entsprechenden Nerven (N. peronaeus) des Unterschenkels und des Fusses sind dorsale Zweige.

N. medianus und N. ulnaris sind unzweifelhaft ventral, die ihnen entsprechenden Nervenstämme der Beckengliedmassen

ziehen anfangs in der Bahn des N. ischiadicus bis zur Kniegegend; nach Ablösung des N. peronaeus zieht der N. tibialis, dem N. medianus und ulnaris vergleichbar, weiter. Erst im Fuss teilt sich der N. tibialis in seine Endäste, von denen der N. plantaris medialis dem N. medianus, der N. plantaris lateralis dem N. ulnaris zu homologisieren ist.

4. Die Arterien.

Ich wende mich nun zu den Blutgefässen der Extremitäten, insonderheit zu den Arterien.

Über die Venen weiss ich nichts zu sagen. Über die Arterien der Gliedmassen habe ich mich in meiner ersten Mitteilung nur sehr kurz geäussert; in meiner zweiten Mitteilung habe ich die Arterien des Oberschenkels und des Oberarms beiseite gelassen, mich dagegen über die Arterien des Vorderarms und des Unterschenkels ausführlich ausgesprochen. Es ist hier vielleicht der Ort, einige allgemeine Bemerkungen über die Gefässverhältnisse der Extremitäten zu machen.

Ich gehe wieder davon aus, sich die Extremitäten als Platten, als plattenartige Auswüchse des Körpers vorzustellen. In der Achse haben wir das Knochenskelett, und danach unterscheiden wir ein dorsales und ein ventrales Muskelgebiet nebst Haut.

Die Blutgefässe (Arterien) sind nun nicht so geordnet, wie die Muskeln und Nerven, dass wir neben den dorsalen und ventralen Muskeln und Nerven auch grosse dorsale und ventrale Blutgefässe unterscheiden könnten. Im Gegenteil, wir finden, dass die Arterien nicht in zwei Gruppen sich sondern lassen, sondern in gewissem Sinne einheitlich dastehen — vielleicht darf ich sagen axial, um damit auszudrücken, dass ich mir ein das Glied in der Achse durchziehendes Blutgefäss vorstelle. Im Gegensatz zu den dorsalen und ventralen Muskeln und Nerven

haben wir ein axiales Knochenskelett und ein axiales Gefäss, eine axiale Arterie. Das gilt für die ausgebildeten Extremitäten, aber gewiss nicht für die werdenden. — Wie verhalten sich die Arterien in der sich bildenden, sich entwickelnden Extremität?

Ich muss etwas weiter ausholen. Man stellt sich wohl das arterielle Gefässsystem unter der Form eines Baumes vor, dessen Stamm die Aorta, dessen Äste und Zweige die andern Arterien sind. Man spricht von Ästen und Zweigen, vom arteriellen Baume u. s. w. Ich meine, dies ist nicht ganz richtig: Wir sind gewiss berechtigt, das peripherische Nervensystem oder jeden einzelnen vom Hirn oder vom Rückenmark entspringenden Nervenstamm als einen Baum mit Ästen und Zweigen vorzustellen, ich weiss kein besseres Bild. Äste und Zweige können sich unter einander verbinden und verflechten, wie die Nervenfädchen es auch thun. Allein das arterielle Gefässsystem ist kein Baum, man darf sich dasselbe nicht als einen Baum mit Ästen und Zweigen darstellen.

Das arterielle Gefässsystem ist ein Netz mit unregelmässigen grossen und kleinen Maschen. Am vollkommen ausgebildeten Körper tritt der netzartige Charakter nicht ohne weiteres hervor — während der ersten Anlage und der allmählichen Entwickelung ohne Zweifel. Stellen wir uns das arterielle Gefässsystem als ein Netz vor, so verstehen wir sehr leicht, was die sog. Verbindungen der Arterien unter einander bedeuten, die man gewöhnlich Anastomosen nennt: es sind eben die mit einander in Zusammenhang stehenden Fäden eines Netzes.

Es braucht kaum daran erinnert zu werden, dass die Fäden eines gewöhnlichen Netzes solid sind, während die Fäden des arteriellen Netzes hohl sind. Wir sprechen doch auch sonst von einem Netz von Kanälen, von einem Kanalsystem; in diesem

Sinne sollten wir von einem Gefässsystem, von einem Gefässnetz reden, das den Körper durchzieht, nicht von einem Gefässbaum.

Ich erinnere an die sog. Anastomosen grösserer Arterienäste, an die Gefässschlingen kleiner Arterien: alles das passt auf ein Netz, aber nicht auf einen Baum.

Die ersten Blutgefässe des Wirbeltierleibes entstehen unter der Form von netzartig mit einander verbundenen Kanälen; in diesem Netz sind die Fäden überall von gleichem Kaliber, die Maschen überall von gleicher Gestalt und Grösse. Vielleicht, dass in jeder Extremitätenplatte zuerst nur ein einheitliches Gefässnetz — eine Gefässplatte existiert. Dann aber sondert sich in jeder Extremitätenplatte, entsprechend dem dorsalen und ventralen Gebiet, ein dorsales und ein ventrales Gefässnetz. Beide Gefässnetze sind nicht isoliert, sondern stehen vielfach unter einander durch Verbindungsäste in Zusammenhang.

Die ursprünglich gleichkalibrigen Kanäle und die ursprünglich gleichgrossen Maschen bleiben nicht in demselben Verhältnis zu einander, einzelne Kanäle werden grösser, nicht allein auf Kosten des festen Zwischen-Gewebes, sondern schliesslich auch auf Kosten anderer Kanäle; einzelne Kanäle, die nicht an Weite zunehmen, erscheinen dann als Nebenkanäle, gegenüber dem einen stark vergrösserten Hauptkanal. Vielleicht, dass auch durch das Wachstum des in den Maschen eingeschlossenen Körpergewebes einzelne Kanäle — Netzfäden — zum Verschluss gebracht werden. Kurz, ich finde es nicht schwierig, mir vorzustellen, wie aus einem gleichmässigen Kanalsystem sich allmählich ein Hauptkanal mit Nebenkanälen bilden kann, die unter einander im Zusammenhang bleiben.

So stelle ich mir die Bildung des arteriellen Gefässsystems vor: der Hauptkanal ist die Haupt-Arterie, die Nebenkanäle und Seitenkanäle sind die Äste und Zweige der Haupt-Arterie.

So kann ich mir denn, unter der Voraussetzung, dass die ganze Extremität von einem einheitlichen geschlossenen Kanalsystem durchzogen ist, die Entstehung eines Hauptkanals oder einer Hauptarterie sehr bequem vorstellen. So könnte die Entstehung einer Hauptarterie als eines axialen Gefässes erklärt werden. Nun aber können wir thatsächlich beobachten, dass wir freilich ein Hauptgefäss in jeder Extremität haben, aber das Gefäss liegt keineswegs axial, sondern es liegt so, dass wir von einer dorsalen und einer ventralen Lage des Hauptgefässes reden können. Mit andern Worten, wir müssen konstatieren, dass das Hauptgefäss in einem Gebiet dorsal und in einem andern Gebiet der Extremität ventral liegt. Vielleicht wird ein Beispiel diese meine Ansicht deutlich illustrieren: Das Hauptgefäss der Beckengliedmassen liegt als Art. poplitea an der dorsalen Fläche der Extremität, das Hauptgefäss der Brustgliedmassen liegt als Art. brachialis in der Ellenbogenbeuge entschieden an der ventralen Fläche der Extremität.

Mit Rücksicht auf diese Thatsache habe ich oben davon gesprochen, dass ich an der Extremitätenknospe — in dem werdenden Gliede — zwei mit einander kommunizierende Gefäss- resp. Kanalsysteme annehme: ein dorsales und ein ventrales. Es ist nun die Möglichkeit vorhanden, dass sowohl im dorsalen, wie im ventralen Gebiet sich ein Hauptkanal, ein Hauptgefäss herausbildet; danach müssten wir zwei Hauptgefässe haben, ein dorsales und ein ventrales. Das ist nun bei den ausgebildeten Gliedern nicht der Fall; wir finden gewöhnlich nur ein Hauptgefäss: es scheint also das Bestreben der Natur zu sein, nur die Bildung eines Gefässes zuzulassen, eines dorsalen oder eines ventralen, während das entgegengesetzte Gefäss gar nicht sich ausbildet oder nur in Form eines schwachen Astes (einer Anastomose) sich erhält.

Es liegt nun gewiss nahe, die Frage aufzuwerfen: Warum bilden sich denn nicht beide Hauptgefässe aus? Weiter:

Warum kommt nur das eine Hauptgefäss zur Entwickelung? und warum in einem Gebiet als dorsales, im andern als ventrales Gefäss?

Ich antworte darauf: das arterielle Hauptgefäss bildet sich dort aus, wo es am geschütztesten liegt; demnach im allgemeinen an der Beugefläche der Extremität, und nicht an der Streckfläche — ganz einerlei, ob das dorsal oder ventral ist.

Zu demselben Resultat ist bereits 1883 Lesshaft gelangt: („Der allgemeine Typus der Verästelung des arteriellen Systems beim Menschen; Vortrag, gehalten in der Sitzung der Gesellschaft russischer Ärzte in St. Petersburg am 24. Februar 1883).

Mit Hülfe der oben aufgestellten Hypothesen: 1. Ursprüngliche Anlage eines allgemeinen Gefässnetzes, an dem ein dorsales und ein ventrales Gebiet zu unterscheiden ist; 2. Bildung des Hauptgefässes an einer geschützten Stelle der Extremität, bin ich in den Stand gesetzt, die verschiedenen Varietäten des Gefässsystems zu erklären und zu deuten und ferner die Blutgefässe der Brust- und Beckengliedmassen zu homologisieren.

Man spricht bei Beschreibung der Arterien gewöhnlich von der Beschreibung des normalen Verlaufs und nennt jede Abweichung abnorm. Ich meine, dieser Ausdruck ist nicht ganz richtig, denn die sog. Abweichung von dieser Norm ist nicht abnorm, sondern nur selten. Die Blutgefässe können einen sehr verschiedenen Verlauf nehmen; wir haben nun gewöhnlich den am häufigsten vorkommenden Verlauf als normal, die seltener vorkommenden Verlaufsrichtungen als abnorme oder anormale bezeichnet. Ist denn das Seltene wirklich abnorm? Ich meine, keineswegs. Wir sollten von dem gewöhnlichen, dem am häufigsten vorkommenden Verlauf und von der Abweichung, von den seltener vorkommenden Fällen reden: wir sollten den gewöhnlichen Verlauf als Ausgangspunkt unserer Beschreibungen annehmen und die Abweichungen als Varietäten oder Verschiedenheiten erwähnen.

Die Resultate meiner Untersuchungen über die Blutgefässe der Extremitäten in ihren Varietäten habe ich in Kürze bereits in der Strassburger (13.—16. Mai 1894) Versammlung der anatomischen Gesellschaft mitgeteilt (Verhandlungen der VIII. Vers. S. 108—115). Es sind diese meine Untersuchungen an den Arterien des Menschen die Ausgangspunkte meiner Untersuchung über die Homologie gewesen; sie sind ursprünglich von mir begonnen worden, um die Varietäten der Extremitäten-Gefässe beim Menschen zu deuten und wo möglich in ein bestimmtes System zu bringen.

Ich habe damals bereits zu meiner grossen Freude berichten können, dass meine Ergebnisse sich mit denen Zuckerkandls-Wien vollkommen decken. Zuckerkandl (67—69) ist auf dem Wege der Embryologie und der vergleichenden Anatomie zu einer Auffassung der Extremitäten-Arterien gelangt, die mit meiner Auffassung durchaus stimmt.

Da das Verhalten der Arterien in den Beckengliedmassen einfacher und deshalb leichter zu übersehen ist, so beginne ich mit diesen.

Bekanntlich teilt sich die Art Iliaca communis in zwei Äste: Art. hypogastrica (A. iliaca interna) und Art. iliaca externa. Jeder dieser beiden grossen Äste sendet weitere Gefässzweige zu dem Bein: die Art. iliaca externa geht fast mit ihrer ganzen Masse als A. femoralis — als das Hauptgefäss — zum Bein; die Art. iliaca interna (Hypogastrica) geht nicht so weit hinab, sie entsendet gewöhnlich nur einzelne Zweige zum Gesäss: Art. ischiadica mit ihren Ästen (Art. comes n. ischiadici).

Diese beiden Arterien nun: die Art. femoralis und die Art. ischiadica (Art. glutaea inferior) sind meiner Ansicht nach die beiden Hauptgefässe der Beckengliedmassen. Die Arteria femoralis ist als das ventrale, die Arteria ischiadica als das dorsale Hauptgefäss anzusehen. Gewöhnlich kommt beim Menschen und bei den Säugetieren nur die Art. femoralis als einziges Hauptgefäss zur Entwickelung, die Art. ischiadica

bleibt in der Entwickelung zurück. Bei den meisten Vögeln dagegen, bei Reptilien und Amphibien ist das umgekehrte Verhalten die Regel: die Art. ischiadica, das dorsale Gefäss, gelangt zur Ausbildung, die Art. femoralis dagegen nicht. In seltenen Fällen kommt dies auch bei Menschen vor: die Arteria ischiadica zieht als starker Stamm neben dem N. ischiadicus am Oberschenkel hinab in die Kniekehle und ihre direkte Fortsetzung ist die Art. poplitea. Die Art. femoralis kann sich in den Muskeln des Oberschenkels verlieren, und durch einen kleinen Ast, der durch den Adduktorenschlitz zieht, mit der Art. proplitea sich verbinden. — Ich verweise auf die vortreffliche Arbeit Hochstetters „Über die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmassen“ (Morphol. Jahrbücher XVI Bd. 18), woselbst einige bezügliche Fälle beschrieben und eine ausführliche Begründung in vergleichend anatomischer und entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht gegeben wird.

Am Knie haben wir nur ein Hauptgefäss, das ein unzweifelhaft dorsales ist — das ventrale Gebiet wird hier nur durch das Rete genu dargestellt.

Am Unterschenkel nehmen wir gewöhnlich ein Hauptgefäss, die Art. tibialis p. als Fortsetzung der Art. poplitea an und beschreiben die anderen grossen Arterien, Art. tibialis ant. und Art. peronaea, als Äste.

Fassen wir dagegen die Arterien-Varietäten beim Menschen ins Auge, sehen wir uns an, was die Ergebnisse der embryologischen und vergleichend anatomischen Studien lehren, so finden wir (Fig. 7):

Das ursprüngliche Hauptgefäss des Unterschenkels ist die Art. peronaea; sie zieht längs der Fibula herab und teilt sich am distalen Ende der Fibula in zwei Endäste: Art. peronaea anterior und posterior. Aus der Art. poplitea geht als ein dorsaler Ast hervor die Art. tibialis anterior, die zwischen den Knochen auf dem Lig. interosseum hinabzieht und am distalen

Ende des Unterschenkels mit der Art. peronaea anterior kommuniziert. Gewöhnlich setzt sich die Art. tibialis anterior auf dem Rücken des Fusses als Art. pediaea (Art. dorsalis pedis) fort, um im ersten Interstitium metatarsale zu verschwinden. — Sie tritt durch das Interstitium in die Fusssohle und kommuniziert hier mit der Art. plant. lateralis. Die Art. tibialis posterior zieht als starkes Gefäss neben dem N. tibialis am Unterschenkel herab und kommuniziert am distalen Ende der Fibula mit dem hinteren Endast der Peronaea, mit der Peronaea posterior (Ramus communicans), tritt in die Fusssohle und teilt sich in die beiden Endäste, Art. plantaris medialis und Art. plant. lateralis, die bogenförmig in die Tiefe der Fusssohle zum ersten Interstitium zieht, um hier, wie oben gesagt, mit dem Endast der Art. dorsalis pedis zu kommunizieren.

Die Begründung nun für meine Behauptung, dass die Art. peronaea das ursprüngliche Hauptgefäss des Unterschenkels ist, finde ich nun neben den vergleichend anatomischen Thatsachen, auf die ich hier nicht eingehe, in den Varietäten der Arterien des menschlichen Unterschenkels. In den Fällen, wo die Art. tibialis anterior schwach ist und fehlt, wird sie am Fussrücken ersetzt durch die Fortsetzung der Art. peronaea anterior. In den Fällen, wo die Art. tibialis schwach ist oder fehlt, wird sie in der Fusssohle ersetzt durch die Fortsetzung der Art. peronaea posterior. In einzelnen seltenen Fällen können beide Arterien, tibialis posterior und tibialis anterior, fehlen. Da bleibt als einziges Hauptgefäss die Art. peronaea. Sie zieht längs der Fibula herab — das distale Ende teilt sich in zwei Äste; der eine Endast, Art. peronaea anterior (R. perforans) durchbohrt das Lig. inteross. und zieht als Art. dorsalis pedis auf den Fussrücken; der andere Endast, Art. peronaea posterior, tritt in die Fusssohle und teilt sich in Art. plantaris medialis und lateralis.

Ich habe diese Thatsachen an einer Reihe von Präparaten des Unterschenkels festgestellt (Taf. LIX, Fig. 7).

In betreff der Litteratur weise ich auf die ausgezeichnete Abhandlung Hyrtls: „Über normale und abnorme Verhältnisse der Schlagadern des Unterschenkels (Wien 1864), und die darauf bezüglichen Arbeiten Zuckerkandls. Zuckerkandl ist durch seine Untersuchungen zu dem gleichen Resultat gelangt: er bezeichnet die Art. peronaea als die Hauptbahn, die beiden andern Arterien: Art. tibialis anterior und posterior als die Nebenbahnen.

Die oben ausgesprochene Theorie der dorsalen und ventralen Gefässbahnen ist leicht auf die beschriebenen Gefässe anzuwenden. Die Hauptgefässbahn des Unterschenkels ist die ventrale, repräsentiert durch die Art. peronaea; neben dem Hauptgefäss besteht ein ventraler Nebenast (sekundärer Ast), die Art. tibialis. Als dorsales Gefäss ist die Art. tibialis anterior anzusehen; zwischen dem dorsalen und ventralen Gefässgebiet bestehen Kommunikationen, nämlich am distalen Ende der Unterschenkelknochen und im ersten Metatarsal-Interstitium.

Ich wende mich nun zum Verhalten der Arterien an den Brustgliedmassen.

Das Hauptgefäss ist die Art. axillaris und deren Fortsetzung die Art. brachialis, die am Unterarm in weitere sekundäre Gefässe zerfällt.

Die Art. axillaris, wie ihre Fortsetzung, die Art. brachialis, sind ventrale Gefässbahnen; die dorsalen Gefässbahnen sind nicht zu besonderer Entwickelung gekommen, obgleich selbstverständlich Gefässe auch im dorsalen Gebiet des Oberarms vorhanden sind. Als ein solches dorsales Gefäss ist die Art. profunda brachii anzusehen; die Art. profunda brachii die mitunter hoch oben am proximalen Abschnitt des Oberarms entspringt (als A. collateralis radialis), teilt sich am Supinator longus in ihre beiden Endäste, von denen der eine nach vorn zwischen dem Supinator longus und dem M. brachialis internus

zum Vorderarm zieht und mit der Art. recurrens radialis kommuniziert, während der andere Endast längs der Kante des Humerus zum Epicondylus radialis und zum Rete cubiti geht. Durch die vorderen Endäste und ihre Kommunikation ist die Verbindung der dorsalen Gefässbahn des Oberarms mit der ventralen Gefässbahn des Vorderarms und damit auch des Oberarms hergestellt. Durch den hinteren Endast und seine Beziehungen zum Rete cubiti besteht eine kontinuierliche Verbindung zwischen den dorsalen Gefässbahnen des Ober- und Vorderarms.

Nach den gewöhnlichen Schilderungen lässt man die Art. brachialis sich in eine A. radialis und eine A. ulnaris teilen, und von letzterer lässt man die Art. interossea communis mit ihren beiden Endästen Art. interossea interna und externa abgehen. Zu diesen konstanten Gefässen muss noch die Art. mediana als Ast der Art. interossea hinzugerechnet werden. Wir haben demnach fünf sekundäre Gefässbahnen am Vorderarm (Taf. LIX, Fig. 8).

Das Studium der Varietäten der Vorderarm-Arterien bestätigt nun die gelieferte Übersicht der geläufigen Schilderung keineswegs. Es ergiebt sich daraus, dass das konstanteste Gefäss die Arteria interossea interna ist, da sie als die eigentliche Fortsetzung der Art. brachialis anzusehen ist. Zu diesem Resultat ist auch Zuckerkandl gekommen.

Die Art. interossea kann teilweise die andern Gefässe ersetzen. Es ist mir aber kein Fall vorgekommen, wo die Art. interossea alle anderen Gefässe ersetzt, und auch in der bezüglichen Litteratur bin ich auf keinen derartigen Fall gestossen. Fälle, in denen die Art. radialis und die Art. ulnaris verkümmert waren oder gänzlich fehlten, sind mir wiederholt vorgekommen, sie sind auch wiederholt beschrieben worden.

Bemerkenswert ist das Verhalten eines besonderen Astes der Art. interossea, nämlich der Art. mediana. Für gewöhn-

lich ist die Art. mediana nur ein kleines, den N. medianus begleitendes Ästchen, in einzelnen Fällen aber kann die Art. mediana sehr stark werden, und dann ersetzt sie die Art. ulnaris und die Art. radialis und deren Endäste an der Hand.

Am Vorderarm und an der Hand finden wir demnach nicht eine Hauptgefässbahn, sondern sowohl eine dorsale wie eine ventrale Bahn und überdies einen Zerfall der ventralen Gefässbahn in sekundäre Gefässstämme. Als Abschnitte des dorsalen Gefässgebiets sind anzusehen: die Art. interossea posterior und das Rete carpi dorsale. Als Abschnitte des ventralen Gefässgebiets sind anzusehen die anderen vier Arterien, die Art. interossea als die Hauptbahn, die Art. radialis und ulnaris und die Art. mediana als Sekundärbahnen. Dass alle diese Gefässe in der Hand vielfach mit einander kommunizieren, ist bekannt.

Wie sind nun die Arterien der Brust- und Beckengliedmassen zu homologisieren? (Taf. LIX, Fig. 7 u. 8.)

Der Art. axillaris nebst Art. brachialis ist die Art. femoralis gleichzusetzen — ein der Art. ischiadica, als dorsalem Hauptgefäss, gleichzusetzendes Gefäss des Oberarms fehlt.

Die Arterien des Unterschenkels sind drei, die Arterien des Vorderarms sind fünf an der Zahl. Als Hauptarterie des Unterschenkels haben wir die Art. peronaea erkannt; ihr entspricht am Vorderarm die Art. interossea anterior. Die Art. peronaea entlässt die Art. tibialis anterior, die gewöhnlich als Ast einer A. interossea communis betrachtet wird. Die Art. peronaea teilt sich in die Art. peron. posterior und anterior und kommuniziert mit der Art. tibialis posterior und der Art. tibialis anterior: in gleicher Weise zieht ein Endast der Art. interossea anterior in der Hohlhand zum Arcus volaris profundus, als Ramus communicans volaris, ein anderer Endast geht als Ramus perforans zum Rete carpi dorsale des Handrückens. — Die Art. tibialis posterior ist der Art. mediana zu vergleichen; darauf

deuten die Beziehungen beider Gefässe zu den Stämmen des N. tibialis post. und des N. medianus; darauf der gewöhnliche Verlauf der Art. tibialis in der Fusssohle und die aussergewöhnliche Verbreitung der Art. mediana in der Hohlhand. Die beiden Art. ulnaris wie radialis besitzen am Unterschenkel keine homologen Gefässstämme.

II. Historisch-kritische Übersicht der verschiedenen Theorien.

Ich komme zum zweiten Abschnitt meiner Mitteilung — zur historisch-kritischen Übersicht der verschiedenen Theorien und Hypothesen, die der Homologie oder dem Vergleiche zu Grunde gelegt worden sind.

Bei Erfüllung dieser Aufgabe stosse ich auf sehr grosse, unüberwindliche Schwierigkeiten, wenn ich allen gerechten Anforderungen, die man an eine derartige genaue Übersicht stellen muss, nachkommen soll. Die Zahl der hier durchzumusternden Abhandlungen ist ausserordentlich gross. Burt G. Wilder (65) zählt nur bis zum Jahr 1872 bereits 75 Publikationen, die sich speziell mit der Homologie der Gliedmassen beschäftigen, und ferner 141 Publikationen, in denen das Thema berührt wird, also in Summa 216 Abhandlungen. Und was ist in den folgenden 25 Jahren noch erschienen?[1]) Ich habe keinen ganz vollständigen Überblick über die ganze Litteratur gewinnen können und bin mir der Unvollständigkeit dieser gelieferten Übersicht vollkommen bewusst. Namentlich haben mir die

[1]) Eisler's Verzeichnis hat 292 Nummern und ist doch nicht vollständig.

Werke englischer Autoren gefehlt. Das Herbeischaffen litterarischer Quellen ist hier in Königsberg ausserordentlich schwierig, mitunter unmöglich; auf die näheren Gründe einzugehen, ist hier nicht der Ort. Von der zum Studium der betreffenden Bücher nötigen Zeit will ich nicht reden; denn wären die Bücher bequem zur Stelle, so liessen sie sich leicht durchsehen. — Man könnte vielleicht meinen, eine derartige Übersicht sei ganz überflüssig; das zu behaupten hätte ich fast am ehesten Veranlassung, weil ich alle bisherigen Theorien nicht anerkennen und nur meine eigene Theorie gelten lasse. Aber eine Übersicht ist notwendig: ich fühle die Verpflichtung, mich eingehend mit den älteren Theorien bekannt zu machen und nachzuweisen, warum dieselben irrig sind, und das kann nur an der Hand der Kritik der einzelnen Theorien geschehen.

Es liegen ähnliche Übersichten bereits in der Litteratur vor: Martins (41) liefert eine solche, die bis zum Jahr 1857 reicht; Burt Wilder (65) giebt eine litterarische Zusammenstellung, die bis zum Jahr 1872 reicht. A. Berteaux-Lille (3) [L'humérus et le fémur considérés dans les espèces, dans les Races humaines selon le sexe et selon l'age. Paris et Lille 1891; p. 240—282] giebt eine vortreffliche Übersicht; auch Eisler liefert in seiner „Homologie der Extremitäten" (Halle 1895) eine kurze bis auf die Neuzeit reichende Zusammenstellung aller Theorien. Er kritisiert allendlich meine eigene Theorie, die er ausdrücklich als eine neue anerkennt. Er schreibt: „Einer von der meinen ganz abweichenden Anschauung, die sich in manchen Punkten der Albrechts nähert, huldigt L. Stieda". Doch alle diese Übersichten konnten mir die Lösung meiner Aufgabe nicht ersparen, höchstens erleichtern. Man übersehe ja nicht, dass Eisler einen ganz andern Standpunkt einnimmt als ich, deshalb erscheinen ihm die älteren und neueren Theorien in einem ganz andern Lichte als mir.

In welcher Weise soll ich einen Überblick geben? Am sichersten wäre unbedingt eine chronologische Übersicht, aber diese verbietet sich von selbst, weil viele Litteratur-Quellen mir unzugänglich waren. Leichter für mich als Verfasser wie vielleicht auch für meine Fachgenossen und Leser ist eine nach den verschiedenen Theorien geordnete Übersicht. Leichter für den Leser, weil es sich hierbei nur um einzelne Hypothesen handelt, denn ihn interessieren nicht die Autoren, sondern ihre Theorien; leichter für mich, weil ich an die Darlegung eines einzelnen Autors die Äusserungen einiger andern Autoren knüpfen kann, die teils als Anhänger der Theorien gelten, teils die Theorien etwas verändert haben. Bei diesem Verfahren kann ich auch ohne weiteres solche Autoren nennen, deren Werke ich gar nicht gelesen habe.

Burt G. Wilder (65) trennt alle Autoren in zwei Hauptgruppen, die er Syntropisten und Antitropisten nennt, von einander. Eisler pflichtet dieser Einteilung bei. Er schreibt: „Die umfangreichere von beiden Gruppen (Wilders Syntropisten) begreift alle Ansichten, die den Radius der Tibia, die Ulna der Fibula homologisieren, und lässt wieder mehrere Unterabteilungen erkennen. Daneben aber besteht eine kleine Gruppe“ (Antitropisten Wilders), „die, wie einstmals Vicq d'Azyr, den Radius der Fibula, die Ulna der Tibia gleichsetzt“.

Diese Einteilung ist freilich sehr einfach und hat etwas sehr Bestechendes; aber ich kann dieselbe nicht billigen: es ist der verschiedene Vergleich der Skelettteile des distalen Gliedmassen-Abschnitts, des Vorderarms und des Unterschenkels, doch nur etwas Nebensächliches, und deshalb darf das nicht zum Ausgangspunkt gemacht werden, auch wenn man, wie Eisler, eine Anzahl Unterabteilungen und Gruppen annimmt.

Ich unterscheide folgende Theorien, zunächst in gewisser Beziehung der Übersicht Martins folgend:

1. Die Hypothese Vicq d'Azyrs (1774), die Flourens als l'analogie renversée bezeichnet, wonach die Brustgliedmassen der einen Seite mit den Beckengliedmassen der andern Seite verglichen werden: Tibia-Ulna, Fibula-Radius, Olekranon-Patella.

2. Die Hypothese Bourgery-Cruveilhier von den Franzosen l'hypothèse du croisement genannt, Tibia-Radius, Fibula-Ulna.

3. Die Theorie Flourens', wonach beide Extremitäten einer und derselben Seite zu vergleichen sind, während der Vorderarm in Pronation ist. Ich will diese Theorie als Pronationstheorie bezeichnen, weil von den Zeitgenossen Flourens' dieses Moment in dessen Theorie besonders hervorgehoben wurde.

4. Die Torsions-Theorie Martins' (la Théorie de la torsion de l'humérus). Um einen Vergleich der Gliedmassen einer und derselben Seite vornehmen zu können, nimmt Martins eine „virtuelle" Torsion des Oberarmbeins an.

5. Die Rotations-Theorie (l'hypothèse de la rotation) vielleicht auch als embryonale Theorie zu bezeichnen, beruht auf der Vorstellung, dass während des Embryonal-Lebens eine Drehung beider Extremitäten im Schulter- resp. im Hüftgelenk in entgegengesetzter Richtung vor sich gegangen sei; der Arm habe sich nach hinten, das Bein nach vorn gedreht, so dass die Extensionsfläche des Oberschenkels nach vorn, die Extensionsfläche des Oberarms nach hinten gelangt ist.

6. Die beiden Theorien von Eisler und Foltz. Ich vermag diesen beiden Theorien keine gemeinschaftliche Bezeichnung zu geben Das beiden gemeinschaftliche Kennzeichen ist am besten negativ zu geben, sie vergleichen nicht die Hand und den Fuss in gewöhnlicher Weise, sie vergleichen nicht den Daumen mit der grossen Zehe.

7. Die radio-präaxiale Verschiebungstheorie Albrechts: Nicht der Humerus ist gedreht, sondern der Radius hat sich um die Ulna herumbewegt.

1. Die Theorie Vicq d'Azyr's.

Vicq d'Azyr (62) hat die ausführliche Auseinandersetzung seiner Theorie — von Flourens als l'analogie renversée bezeichnet — in einem „Mémoire sur les rapports, qui se trouvent entre les usages et la structure des quatre extrêmités dans l'homme et dans les animaux" niedergelegt. [Mémoires de l'Académie royale des Sciences. — 1778. Paris, pag. 250, abgedruckt in den Oeuvres recueillées par Moreau de la Sarthe t. IV 1805, pag. 315.] Man vergleiche darüber auch den Rapport von Condorcet über das offenbar handschriftlich der Akademie übergebene Werk in der Histoire de l'Académie des sciences pour l'année 1774, pag. 12.

Ich habe keine Gelegenheit gehabt, die Abhandlung Vicq d'Azyrs im Original zu studieren, was mir sehr leid ist, denn es finden sich in den Referaten einige Widersprüche. Ich berichte über die Theorie Vicq d'Azyrs auf Grundlage der verschiedenen Referate bei Berteau, Eisler, Martins und Sabatier.

Vicq d'Azyr erkannte, dass dem gewöhnlichen Vergleich der beiden Extremitäten einer und derselben Seite sich Hindernisse in der Stellung von Ellenbogen und Knie entgegensetzten. Um diese zu beseitigen, verglich er die linke obere Extremität mit der rechten unteren und die rechte obere mit der linken unteren; indem er die obere Extremität umgekehrt neben die untere setzte. Dann kommen freilich sowohl der Ellenbogen wie das Knie in der Richtung nach vorn zu liegen, aber die Hand und der Fuss entsprechen einander doch nicht. Entsprechend der supinierten Stellung des Vorderarms liegt an der Hand der fünfte Finger, am Fuss aber die grosse Zehe

medialwärts, während am Fuss die fünfte Zehe, an der Hand der Daumen lateralwärts zu liegen kommt. Dabei liegt freilich am Oberarm, wie am Oberschenkel der Kopf medianwärts, es sind freilich Humerus gleich Femur, aber da infolge der supinierten Stellung des Vorderarms die Ulna medial und der Radius lateral liegen, so vergleicht Vicq d'Azyr den Radius der Fibula und die Ulna der Tibia, das Olecranon vergleicht er der Patella.

In Rücksicht auf die verkehrte Stellung der Hand wären somit keineswegs alle Schwierigkeiten der Vergleichung beseitigt. Überdies sieht sich Vicq d'Azyr genötigt, zwischen Menschen und Wirbeltieren Unterschiede zu machen, insofern er bei den Wiederkäuern in Rücksicht auf die geringe Entwickelung der Fibula die Tibia dem Radius gleichsetzt.

Über einen Punkt der Theorie Vicq d'Azyrs bin ich nicht aufgeklärt, nämlich über seine Anschauung betr. der Beziehungen des Daumens und der grossen Zehe, resp. der Hand und des Fusses zu einander. Hat Vicq d'Azyr die grosse Zehe mit dem fünften Finger verglichen, wie konsequenterweise aus der Stellung zu folgern ist, oder hat er in richtiger, aber inkonsequenterweise die grosse Zehe mit dem Daumen verglichen? Aus den oben citierten Referaten der andern Autoren habe ich mich darüber nicht belehren können.

Abgesehen von dem falschen Ausgangspunkt der Theorie ist nicht zu übersehen, dass Vicq d'Azyr auch in sehr sorgfältiger Weise einen Vergleich der Weichteile der Extremitäten vorgenommen hat. Darauf einzugehen ist keine Veranlassung. Von Interesse wäre es, zu wissen, wie sich Cuvier (8) zu der Frage nach einem Vergleich der Gliedmassen verhalten hat. Meine Bemühungen, darüber etwas zu erfahren, sind eigentlich ohne Resultat geblieben. In der älteren, durch Duméril besorgten Ausgabe der Leçons d'Anatomie comparée, Tome I (Paris, an VIII) finde ich nichts. Dagegen ist in der zweiten

Ausgabe (Paris 1835), ein Kapitel: Comparaison des deux Extrêmités (l. c. S. 341—343) vorhanden. Die hier enthaltenen Bemerkungen sind aber so sehr unbestimmt, dass man daraus entnehmen muss, Cuvier habe sich absichtlich jeder entscheidenden Äusserung enthalten. Nun aber behauptet Flourens (6) 1838, Cuvier habe sich der Ansicht Vicq d'Azyrs angeschlossen. Flourens sagt: „Vicq d'Azyr dans une mémoire célèbre — «Mémoire sur la parallèle des extrêmités dans l'homme et les quadrupèdes» — prétend qu'une extrêmité antérieure répond et ressemble principalement à la postérieure du côté opposé, et M. Cuvier repète l'assertion de Vicq d'Azyr. C'est le droit d'une paire, dit-il, qu'il fait comparér à la gauche de l'autre." Leider giebt Flourens nicht an, wo Cuvier diese Äusserung über Vicq d'Azyr gethan. Auffallend ist, dass Flourens die Abhandlung Vicq d'Azyrs anders benennt, als Martins — eine Lösung des Widerspruchs ist mir unmöglich gewesen.

Die Ansicht Vicq d'Azyrs über die Homologie der Glieder hat sich keiner besonderen Anerkennung zu erfreuen gehabt, auch nicht einmal vorübergehend, weder bei seinen eigenen Landsleuten, noch bei englischen und deutschen Gelehrten. Cuvier verhielt sich offenbar den Ansichten Vicq d'Azyrs gegenüber sehr reserviert — wie Geoffroy St. Hilaire dazu gestanden hat, weiss ich nicht. Urteile englischer Zeitgenossen sind mir nicht bekannt, auch unter den zeitgenössischen deutschen Autoren vermag ich niemand zu nennen, der sich über Vicq d'Azyr geäussert hat.

Unter den deutschen Anatomen nimmt Meckel insofern eine besondere Stelle ein, als er, ohne sich zur Meinung Vicq d'Azyrs zu bekennen, doch in Bezug auf den Vergleich der Knochen des Vorderarms und des Unterschenkels zum Teil mit Vicq d'Azyr übereinstimmt. Meckel (45) hat in seinem Handbuch der menschlichen Anatomie (II. Band, Halle und Berlin, 1816, S. 288—296), ein besonderes Kapitel „Vergleichung der

Knochen in den verschiedenen Gegenden des Körpers". Aus diesem Abschnitt sei hier folgendes mitgeteilt. „Ebenso enthält — schreibt Meckel — der Vorderarm und der Unterschenkel zwei Knochen, welche bedeutende Ähnlichkeiten darbieten. Das obere Ende der Ellenbogenröhre läuft in eine Rolle aus, wie das obere Ende der Schienbeinröhre, und an beiden Extremitäten findet sich ein Knochen, der mit dem der zweiten Abteilung ein Gewerbgelenk bildet." Dann vergleicht Meckel die Kniescheibe dem Olekranon und fährt fort: „Das untere Ende der Ellenbogenröhre unterscheidet sich von dem der Schienbeinröhre durch Kleinheit, allein dagegen kommt das untere Ende der Speiche sehr mit dem unteren Ende des Schienbeins überein, und man ist berechtigt, diesen Weg der Ausgleichung einzuschlagen, da bei der Pronation das untere Ende der Speiche unter das obere Ende der Ellenbogenröhre zu liegen kommt. Setzt man nun die obere Hälfte der Ellenbogenröhre und die untere der Speiche zusammen, so erhält man in der That einen Knochen, der mit dem Schienbein die grösste Ähnlichkeit hat." Nachdem Meckel dann noch weitere Betrachtungen über das Verhalten bei Tieren und über die pronierte Stellung ihrer vorderen Extremitäten angestellt hat, schreibt er (S. 291): „Auf die angegebene Weise wird die Gleichung der Vorderarm- und Unterschenkelknochen bedeutend vergrössert, dazu kommen auch an und für sich die Ellenbogenröhre mit dem Schienbein, die Speiche mit dem Wadenbein insofern überein, als dort das obere, hier das untere Ende das grössere ist."

Das heisst, Meckel vergleicht wie Vicq d'Azyr, Radius und Fibula, Ulna und Tibia.

Hervorzuheben ist, dass Meckel (S. 505) auch einen kleinen Versuch macht, die Muskeln „zur Verähnlichung" der oberen und unteren Gliedmassen herbeizuziehen.

Meckel steht zwischen Vicq d'Azyr und Bourgery in der Mitte.

Gegenüber diesem Vergleich sind doch auch andere Ansichten laut geworden. Ich nenne hier Goethe (24), Blainville (5), Barclay (2), Gerdy (23), die im Gegensatz zu Vicq d'Azyr und Meckel die Tibia mit dem Radius, die Tibula und die Ulna vergleichen.

Von solchen Autoren, die sich direkt an Vicq d'Azyr angeschlossen haben, vermag ich nur Blandin (6) zu nennen.

Bekanntlich hat sich auch Goethe (24) eingehend mit vergleichend anatomischen Studien beschäftigt, insonderheit mit vergleichender Osteologie. In seinen naturwissenschaftlichen Schriften finden sich verschiedene bezügliche Aufsätze. Ich verweise mit Rücksicht auf die hier besprochene Frage auf zwei Abhandlungen. Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie. (Goethes naturwissenschaftl. Schriften, 8. Bd. Zur Morphologie. III. Teil. Weimar 1893. S. 1—58. Herausgegeben von K. v. Bardeleben), und Versuch einer allgemeinen Knochenlehre: Ulna-Radius (ebenda S. 214—216), wie Tibia-Fibula (S. 217—241). (In der Kürschner-Spemannschen Ausgabe Goethes naturwissenschaftl. Schriften, I. Bd., herausgegeben von Rud. Steiner, Basel-Stuttgart. Erster Entwurf einer vergleichenden Anatomie, S. 239—276, und vergleichende Knochenlehre (369—372), darin Radius und Ulna, Tibia und Fibula (S. 373—394). Einen eingehenden Vergleich der Gliedmassen hat Goethe nicht vorgenommen, aus den angeführten Schriften lässt sich nicht mehr schliessen, als dass er den Radius der Tibia, die Ulna der Fibula verglichen hat. Goethe betont an einer Stelle ausdrücklich die pronierte Stellung der vorderen Extremität bei Säugetieren. Nicht zu übersehen ist, dass Goethe diese Notizen im Januar 1795 in Jena niedergeschrieben hat.

Blainville (5) 1818 (Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle de Deterville, article Mammifères, T. XIX, S. 91, Osteo-

graphie, Primates T. I, S. 26, 1841) vergleicht den Radius der Tibia und die Patella dem Olekranon.

Barclay 1824 (2) [The Bones of the Human Body, represented in a series of Engravings Planche 24] erklärt, dass die Tibia analog dem Radius, die Fibula analog der Ulna ist.

Gerdy 1829 (23) [Note sur le parallèle des os, Bulletin universel de Férussac, Sciences médiales t. XVI, S. 369. 1829] meint, man müsse den menschlichen Vorderarm pronieren, um ihn der vorderen Extremität der Tiere vergleichen zu können; dann ist der Radius gleich der Tibia, und die Ulna gleich der Fibula, auch wenn die betreffenden Kopf-Enden (proximale Abschnitte) sich nicht in der Form ähnlich sind. Das Olekranon ist zu vergleichen der Patella, die Verbindung der Patella mit der Tibia ist eine Anomalie.

F. Blandin 1838 (6) [Nouveaux éléments d'anatomie descriptive, Paris, t. I, p. 202], kehrt vollständig zu Vicq d'Azyrs Theorie zurück; er will dieselbe durch neue Gründe beweisen. Die Tibia gleiche der Ulna, weil der Triceps crural (Quadriceps femoris) sich an die Tibia, und der Triceps brachii sich an die Ulna ansetzen; ferner sei die Tibula gleich dem Radius, weil der M. biceps femoris und M. biceps brächii einander zu vergleichen seien.

2. Die Hypothese Bourgery-Cruveilhier.

Die Hypothese ist 1832 von Bourgery (7) aufgestellt und hat danach, von Cruveilhier (9) 1843 aufgenommen, den Namen l'hypothèse du croisement erhalten.

Im Vergleich zu der Hypothese Vicq d'Azyrs sehe ich in dieser Bourgery-Cruveilhier-Theorie einen Fortschritt darin, dass betont wird, es müsse bei einem Vergleich der Gliedmassen der Vorderarm proniert werden; oder anders ausgedrückt, nicht der supinierte Vorderarm, sondern der pronierte

Vorderarm sei dem Unterschenkel zu vergleichen, weil der letztere sich in beständiger Pronation befinde. „Que la position naturelle de l'avant-bras était la pronation, et que la jambe était dans une pronation permanente, on ne doit pas comparer l'avant-bras, dans la supination à la jambe, qui est dans une position opposée", heisst es bei Cruveilhier. Sonst aber enthalten die Mitteilungen Bourgerys und Cruveilhiers viel Sonderbares und Auffallendes.

Bourgery hat seine Ansichten in seinem Traité complet de l'anatomie de l'homme. t. I, S. 133 (1832) niedergelegt. Ich habe das Buch nicht in Händen gehabt, dagegen hat mir das Werk Cruveilhiers vorgelegen. (J. Cruveilhier, Traité d'anatomie descriptive, 2. édition, Tome I, Paris 1843, S. 336. Parallèle des membres thoraciques et des membres abdominales). Cruveilhier vergleicht den rechten Femur mit dem linken Humerus und umgekehrt; ferner die hintere sog. Beugefläche des Femur mit der vorderen sog. Beugefläche des Humerus. Die Condyli internus et externus femoris seien zu vergleichen den beiden Condyli humeri. Da man nun nicht den supinierten Vorderarm mit dem in Pronation befindlichen Unterschenkel vergleichen muss, sondern den pronierten Vorderarm mit dem pronierten Unterschenkel, und da in dieser Stellung Radius und Ulna sich kreuzen, Tibia und Fibula aber nicht, so können nicht die ganzen Knochen verglichen werden.

Folglich entspricht die Ulna in ihrem oberen (proximalen) Teil der Tibia, in ihrem unteren (distalen) Teil der Fibula, und der Radius entspricht in seinem oberen (proximalen) Teil der Fibula, in seinem unteren (distalen) Teil der Tibia.

Es dürfte kaum nötig sein, weiter auf diese eigentümliche Auffassung einzugehen, die doch genau genommen vollständig unbegründet ist.

Wie einige Autoren mitteilen, hat M. Auzias Turenne (61) [Sur les analogies des membres supérieurs avec les inférieurs.

Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris. XXIII, p. 1148, 25 Déc. 1846] die Auseinandersetzungen Vicq d'Azyrs und Bourgerys zu vereinigen versucht, indem er die obere Extremität der einen Seite mit der unteren Extremität der andern beim Menschen vergleicht. Ich habe keine Gelegenheit gehabt, die Abhandlung des M. Auzias Turenne zu lesen.

3. Die Theorie Flourens (1838).

Über die Ansichten Flourens ist zu vergleichen: M. Flourens: Nouvelles observations sur la parallèle des extrêmités, dans l'Homme et les Quadrupèdes. Annales des sciences naturelles. II. Série. Tome X. Zoologie. Paris 1838. pag. 35—41 — und Memoires d'anatomie et de physiologie comparée, Tome I, pag. 94.

Von grosser Wichtigkeit ist die Abhandlung M. Flourens, in dessen Ansichten ich ganz wider mein Erwarten meine eigenen Anschauungen wiederfinde. Wenn sich meine Auffassung der Ansichten Flourens bestätigt, so wäre meine Theorie der Homologie nicht neu, sondern bereits von Flourens aufgestellt. Ich hatte früher keine Gelegenheit, die Abhandlung Flourens im Original zu lesen — ich kannte nur das Referat von Martins. Ob alle nachfolgenden Autoren Flourens Original-Abhandlung wirklich in allen Einzelheiten verstanden haben? Ich behaupte, man hat Flourens bei der sehr kurzen Notiz nicht verstanden — denn hätte man ihn verstanden, so hätte man doch sich bemühen müssen, Flourens' vermeintliche Irrtümer darzulegen.

Flourens weist zuerst kurz die Ansicht Vicq d'Azyrs zurück: „Mais il est aisé de faire voir que cette opinion d'une analogie renversée, par Vicq d'Azyr n'est nullement fondée; et que, tout au contraire de cette opinion, ce sont les deux extrêmités du même côté qui se reproduisent l'une l'autre

et qu'il faut comparer l'une à l'autre". Flourens meint, es müssen die beiden Extremitäten ein und derselben Seite verglichen werden. Dann sagt er weiter — nachdem er die Extremitäten in verschiedene Stellungen gebracht und verglichen hat: „Si enfin on compare les deux extrêmités de même côté, la main étant dans la pronation, mais par son mécanisme vrai, naturel, le seul possible sur le vivant, par la rotation du radius, on a pourtant des rapports directs; par l'effet seul de ce mécanisme, l'humérus, le fémur, la main, le pied de même côté, toutes ces parties se trouvent tournées dans le même sens; et ce même sens de toutes les parties correspondantes est précisement ce que constitue la solution réelle de la difficulté, et la preuve démonstrative de l'analogie cherchée!"

Flourens sagt: man solle den Vorderarm durch die Rotation des Radius am Lebenden in Pronation bringen, dann seien die Schwierigkeiten der Vergleichung beseitigt. Flourens hat vollkommen Recht. Dann schreibt er weiter:

„Or, dans cette position semblable de toutes les parties des deux extrêmités de même côté, donnée par le mécanisme vrai de la pronation de la main, le radius répond au tibia, et le cubitus au peroné. C'est justement le contraire de ce qu'a pensé Vicq d'Azyr, qui assimile le cubitus au tibia et le radius au peroné".

Weiter setzt Flourens dann auseinander, dass dies sowohl für die Menschen wie für die Tiere gelte.

Dann heisst es: „Mais on demandera sans doute ce que devient la rotule dans ma manière de voir. La rotule selon Vicq d'Azyr répond à l'olécrane. Des deux os se répondraient en effet, du moins par la position qu'ils prendraient alors, le membre antérieur droit étant comparé, comme le veut Vicq d'Azyr, au membre postérieur gauche; mais vous remarquerez que l'olécrane forme une véritable apophyse, c'est-

à-dire une véritable partie du cubitus, tandis que la rotule n'a nul rapport possible avec le peroné. [Pas même par le tendon du triceps crural, lequel s'insère non au peroné, mais au tibia et au tibia seul.] La rotule est donc un os particulier, sans nulle analogie réelle avec l'olécrane, simple os sesamoide, placé dans le tendon du triceps crural pour faciliter le jeu de ce tendon sur le fémur, comme précisément à l'opposite, c'est-à-dire à la partie postérieure des condyles, il s'en développe si souvent dans le point de chaque tendons des jumeaux qui répond aux condyles."

Flourens erklärt, es sei unrichtig, wie Vicq d'Azyr es gethan, die Patella mit dem Olekranon zu vergleichen. Das Olekranon sei ein Teil, ein Fortsatz [Apophyse] der Ulna, die Patella dagegen sei nur ein einfaches Sesambein in der Sehne des Triceps crural [Quadriceps femoris], überdies inseriere sich der Triceps nur an der Tibia und nicht an der Fibula.

Dann äussert sich Flourens über den Vergleich der Knochen der Schulter und der Hüfte, und schliesst, die Ergebnisse seiner Auseinandersetzungen in folgenden Worten zusammenfassend: „Donc, dans la comparaison générale des extrêmités supérieures et inférieures, ce sont les extrêmités de même côté, qui doivent être comparées ensemble; donc, dans la comparaison des deux os de l'avant bras aux deux os de la jambe, c'est le tibia qu'il faut comparer au radius, et le cubitus au peroné; donc, enfin, dans l'épaule comparée à la hanche, c'est l'omoplate, qui répond à l'ilion, le coracoide à l'ischion, et le pubis à la clavicule".

Flourens wiederholt, bei einem allgemeinen Vergleich der Gliedmassen müsse man die beiden Gliedmassen einer und derselben Seite vergleichen — dann sei die Tibia gleich dem Radius, die Fibula gleich der Ulna u. s. w.

Hierzu macht Flourens eine mir ganz ausserordentlich wichtig erscheinende Anmerkung, die offenbar bisher übersehen, oder, wie mir wahrscheinlicher ist, wegen ihrer ausserordentlichen Einfachheit nicht verstanden worden ist. Es heisst nämlich:

„Je n'ai pas parlé de l'opposition des angles, que font les articulations des deux extrêmités de même côté, comparées ensemble; car ce n'est pas là une difficulté réelle. Les sens quelconque des articulations ne change évidemment rien à l'essence des os, et par conséquent à leur analogies. — D'ailleurs, dans la manière même de voir de Vicq d'Azyr, l'angle de l'articulation de la main en pronation est encore opposé à celui de l'articulation du pied".

Das heisst auf Deutsch: Ich habe nicht von den entgegengesetzten Richtungen der Winkel gesprochen, die die Gelenke der beiden Glieder derselben Seite zeigen, wenn man sie vergleicht; denn das ist keine thatsächliche Schwierigkeit. Die verschiedene Stellung (sens) der Gelenke ändert offenbar nichts an dem Wesen der Knochen, folglich auch nichts an ihrer Analogie.

Flourens hat meines Erachtens vollkommen das Richtige getroffen. Er hat es nicht für nötig gefunden, seine Anschauung, dass die verschiedene Winkelstellung der Gelenke für die Homologie der Knochen unwesentlich sei, näher zu begründen. Was er für Beispiele im Sinne gehabt, wissen wir nicht. Aber die ganze Angelegenheit ist ihm offenbar so einfach erschienen, dass er einen besonderen Hinweis für überflüssig ansah, und die so überaus wichtige Ansicht in eine — Anmerkung setzte.

Was weiter von Flourens über die Homologie der Fuss- und Handknochen gesagt ist, kann ich hier als nebensächlich übergehen.

Er schliesst mit den Worten: „Je ne me suis occupé, dans cet article, que du rapport des os dans les deux extrêmités comparées; je m'occuperai dans un autre, du rapport des muscles, des nerfs et des vaisseaux".

So weit meine Litteratur-Kenntnis reicht, ist ein Aufsatz Flourens, der sich mit dem Vergleich der Weichteile (Muskeln, Nerven und Gefässe) der Gliedmassen beschäftigt, nicht erschienen. Dies ist selbstverständlich sehr zu bedauern, dann erst würde es sich offenkundig erweisen, ob Flourens in folgerichtiger Weise die Muskeln auch so homologisiert, wie ich es gethan. — Ich bin der Überzeugung, dass Flourens es gethan hätte, und betrachte ihn als einen Vorläufer meiner Theorie.

Ich stelle das Wichtigste aus den Mitteilungen Flourens in folgenden Sätzen zusammen:

1. Die Ansicht Vicq d'Azyrs, die Gliedmassen der entgegengesetzten Seite zu vergleichen (analogie renversée), ist irrig.

2. Es müssen die beiden Gliedmassen einer und derselben Seite verglichen werden.

3. Es muss beim Vergleich der Vorderarme mit der Hand [beim Menschen] proniert werden.

4. Humerus ist gleich Femur. Radius ist gleich Tibia. Ulna ist gleich Fibula u. s. w.

5. Die Patella ist ein einfaches Sesambein und nicht dem Olekranon zu vergleichen.

6. Die verschiedene Winkelstellung der Gelenke der beiden Gliedmassen ist beim Vergleich unwesentlich, dadurch wird das Wesen der Knochen nicht verändert.

Ich meine, man hat den Schwerpunkt der Anschauung Flourens — die Gleichgültigkeit der verschieden gerichteten Gelenke, übersehen; so schreibt z. B. Sabatier [l. c. S. 329 über Flourens, wie folgt:

„Les données renfermées dans la comparaison de Flourens sont parfaitement exactes, mais elles ne sont pas une solution de la question qu'il s'agit de résoudre. Flourens expose ce qui est, il constate les faits, les ressemblances et les différences, mais il ne les explique pas. Le problème reste tout entier, et il faut encore aprés lui chercher et comprendre, comment deux membres qui appartiennent si bien au même type morphologique, présentent des différences si prononcées. et particulièrement une opposition complète, dans le sens de la flexion, et une inversion complète de face de l'humerus et de fémur, que les origines musculaires démentrent être réellement homologues [ligne âpre et face convexe de l'un et de l'autre os]".

Das Problem des Vergleichs ist gelöst, sobald man mit Flourens anerkennt, dass die Stellung der Gelenke unwesentlich ist.

Nach den Mitteilungen der Autoren hat sich M. Lavocat (40) direkt an Flourens angeschlossen. (Lavocat: Discussion sur les parallèles des membres thoraciques et pelviens. Toulouse 1867.) Leider ist mir die betreffende Abhandlung nicht zugänglich gewesen, doch scheint mir dieselbe so wichtig, dass ich nicht unterlassen kann, den bei Sabatier (l. c. 54, S. 329 ff.) befindlichen Auszug hier wiederzugeben. Es scheint mir, dass Lavocat die Ansicht Flourens richtig verstanden hat. Der betreffende Passus (Sabatier l. c. S. 339/40) lautet: „Il ne suffit pas, en effet, de dire avec M. Lavocat qui s'associe du reste aux vues de Flourens, que „pour que la progression puisse régulièrement s'accomplir chez un quadrupède, il faut que le bras se fléchisse en arrière et l'avant-bras en avant, tandis que la flexion de la cuisse a lieu en avant et celle de la jambe au arrière et: „que cette opposition combinée des actes locomoteurs est produite par l'inversion méthodique des muscles spéciaux, qui se correspondent d'un membre à l'autre", ce qui produit

„une répétition de matière inverse, qui n'eclut pas l'analogie“, et que si les surfaces articulaires inférieures de l'humerus et du fémur sont disposées en sens contraire, il y a là une simple modification ayant pour but de permettre l'execution en sens contraire des mouvements de la jambe sur la cuisse et de l'avant-bras sur le bras“. „Nous avons vu, ajoute l'auteur — Lavocat — que dans ce parallèle il ne fallait pas tenir compte de la configuration modifiée des surfaces articulaires inférieures (de l'humerus et du fémur) — Ce ne sont que des apparences qui ont contribué à fausser les appréciations, et ont amené des explications controuvées“.

Weiter setzt dann Lavocat auseinander, dass man nicht den supinierten, sondern den pronierten Vorderarm mit dem Unterschenkel vergleichen soll, wie das bei Tieren sich ganz von selbst ergiebt.

Es scheint, dass Lavocat seine Abhandlung geschrieben hat, um gegen die Theorie Martins aufzutreten — wie Lavocat sich im Besondern über Martins Ansicht geäussert hat; darüber aber finde ich weder bei Sabatier noch bei anderen Autoren eine Mitteilung.

4. Die Torsions-Theorie von Martins.

Martins (41—44) hat seine Ansichten in folgenden Abhandlungen niedergelegt:

1. Charles Martins: Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques dans l'homme et dans les Mammifères, deduite de la torsion de l'humérus. (Mémoires de l'académie de Montpellier, Médecine III. pag. 471. 1857, et Annales des sciences naturelles. Zoologie 4 série, tome VIII, Paris 1857). Auch in deutscher Übersetzung, in Moleschotts Untersuchungen zum Naturleben des Menschen und Tiere. Bd. VI, 1860.

2. Ostéologie comparée des articulations du coude et du genou chez les Mammiféres, les Oiseaux et les Reptiles. (Mé-

moires de l'académie de Montpellier, tome III, pag. 355. 1861.) Annales des Sciences naturelles, 4 série Zoologie, tome XVII pag. 244. 1862.

3. Sur la torsion de l'humérus. (Bulletin de la société d'anthropologie de Paris. Tome III. 2 série. Paris 1868. pag. 320—336.)

4. Comparaison des membres. (Dictionnaire encyclopaedique des Sciences médicales. 2 série, tome VI, pag. 484. 1873.)

Die Lösung der Frage eines Vergleichs der Gliedmassen glaubte auch Martins (Montpellier) endlich gefunden zu haben durch die Aufstellung seiner Torsions-Hypothese oder Torsions-Theorie. Da mir die Aufgabe zufällt, die Unhaltbarkeit dieser Theorie nachzuweisen, muss ich etwas genauer darauf eingehen.

Zuerst kann ich nicht unterlassen darauf hinzuweisen, dass die deutsche Bezeichnung der Martinsschen Theorie nicht entsprechend gewählt ist; man hat von der Drehungstheorie gesprochen. Unter diesem Namen ist die Theorie in Deutschland, seit Gegenbaur sich zu ihr bekannt, verbreitet worden. Wenn Martins von einer „Drehungstheorie" im Sinne des deutschen Wortes drehen hätte reden wollen, so hätte er unzweifelhaft den Ausdruck „Rotation" gebraucht, — das hat er aber nicht gethan. Rotation entspricht unserer „Drehung", dagegen „Torsion" unserm Wort „Verdrehung", und wohlbemerkt, von einer wirklichen „Verdrehung" des Humerus redet Martins. Durch diese unrichtige Übersetzung des Wortes „Torsion" sind vielfach Missverständnisse erzeugt — ich habe bisher mich nicht entschliessen können, von dem üblichen Ausdruck „Drehungstheorie" abzuweichen. Aber die Folge davon ist es gewesen, dass ich auch missverstanden worden bin, deshalb werde ich den Ausdruck „Torsions"-Theorie, gleichbedeutend mit „Verdrehungstheorie", gebrauchen, und behalte mir für die später zu berücksichtigende Theorie der

Rotation — Rotations-Theorie – den Ausdruck „Drehungs-Theorie" vor.

Da ich aber im voraus weiss, dass vielen Autoren der Ausdruck „Verdrehungstheorie" unliebsam sein wird, weil sie darin eine versteckte Kritik der Theorie vermuten, so behalte ich den französischen Ausdruck „Torsion" bei und bezeichne die Theorie als die „Torsions-Theorie Martins".

Was versteht nun Martins unter seiner Theorie: la Torsion de l'humérus?

Ich bemerke, dass ich nur die drei ersten Abhandlungen von Martin gelesen habe, die vierte war mir leider unzugänglich und ist mir unbekannt geblieben.

Martins hält das Bein, die Beckengliedmasse, für typisch, der Arm, die Brustgliedmasse, dagegen ist „tordu", was ich mit verdreht übersetzte; man darf nicht sagen gedreht, weil das einen ganz andern Sinn giebt.

Die betreffende Stelle lautet: „L'humérus de l'homme est un os tordu sur son axe de 180 dégrés. Le fémur est un os droit, sans torsion. L'humérus étant un fémur tordu, si l'on veut comparer ces deux os, il faut avant tout détordre l'humérus; le résultat de cette opération est de placer l'épitrochlée en dehors et l'épicondyle en dedans. Cela fait, la comparaison des extrêmités pelviens et thoraciques n'offre aucune difficulté; en effet, le col de l'humérus reste immobile, et dirigé en dedans, comme celui du fémur. Les corps des deux os ont leur arrêtes parallèles à leur axe, la partie convexe ou tricipitale de l'os du bras se trouve en avant, comme la partie antérieure, convexe ou tricipitale de l'os fémoral. Les deux os sont deux semblables; leurs condyles articulaires se contourent en arrière; le bord interne, devenu externe de la trochlée plus saillant que l'autre, correspond au condyle péronéal du fémur, qui l'également davantage; l'olecrane est en avant comme la rotule, de

plus, elle est attachée à la portion antérieure et extérieure de la tête du tibia, qui représente comme je le prouverai plus bas, les têtes soudées et confondues du cubitus et du radius".

„Pour la jambe et l'avant bras, les difficultés me semblent également résolues; le membre étant en supination, la détorsion de l'humérus a fait exécuter à l'avant bras un mouvement de rotation d'une demie conférence, qui a eu pour effet de porter le plan de la jambe correspondant à la flexion, en avant; celui correspondant à l'extension, en arrière; par conséquent, le radius analogue du tibia, se trouvera en dedans, le cubitus analogue du péroné en dehors. Le pouce et le gros orteil seront tous deux en dedans, le petit doigt et le petit orteil en dehors."

Diese hier wiedergegebenen Resultate, die Martins an die Spitze seiner ersten Abhandlung setzt, bemüht er sich im weiteren zu begründen. — Ich lasse zunächst alles, was den distalen Abschnitt der Gliedmassen (Vorderarm und Unterschenkel) betrifft, völlig beiseite und beschäftige mich nur mit dem, was Martins la torsion de l'humérus nennt.

Wenn man das so liest „l'humerus est un os tordu sur son axe", und das übersetzt: das Oberarmbein ist ein um seine Achse gedrehter Knochen, so ist das völlig unrichtig. Leider ist deshalb Martins wirklich missverstanden worden. Martins meint nicht, dass der ganze Humerus in toto um seine Achse gedreht sei — sonst hätte er nicht den Ausdruck tordu (tordre) gebraucht; sondern er meint, dass nur der untere — distale — Abschnitt des Humerus gedreht sei, während der obere (proximale) Abschnitt unbeweglich geblieben ist. („Le col de l'humérus reste immobile".) Es sollte also gesagt werden, Martins behauptet eine „Drehung" des unteren (distalen) Abschnittes des Humerus. Damit man ihn richtig verstehen sollte, giebt er an, man solle eine Rückwärtsdrehung, eine „Détorsion" des unteren Humerus-Abschnitts machen,

indem man den Humerus in seinem oberen Drittel durchsägt und den unteren Abschnitt dreht; „on fait alors exécuter au fragment inférieur un mouvement de rotation de 180 dégrés, qui tourne l'épitrochlée en dehors, l'épicondyle en dedans: l'analogie du membre thoracique et du membre abdominal est alors complète". Man kann nach Martins dasselbe erreichen durch Eintauchen des Humerus in Salzsäure, doch so, dass der Kopf nicht angegriffen wird. Dann kann man auch die Détorsion bequem ausführen. — Ich habe das Experiment Martins wiederholt und kann bestätigen, dass das Resultat eben die Ansichten Martins sehr bequem erläutert.

Es lässt sich freilich nicht leugnen, dass, wenn man diesen Versuch anstellt, d. h. wenn man den unteren Abschnitt des Humerus um seine Längsachse rotiert, und dadurch die Ellenbogenbeuge nach hinten, das Olekranon nach vorn richtet, auf den ersten Anblick die obere und untere Extremität einander sehr gleichen — es ist damit die Hauptschwierigkeit, die verschiedene Winkelstellung des Ellenbogens und des Kniees, beseitigt, Knie wie Ellenbogen sehen beide nach vorn, Radius und Tibia medial, Ulna und Fibula lateral. Aber eine andere Differenz ist damit erzeugt, die Martins freilich als eine solche nicht anerkennt. Es befinden sich die Knochen des Vorderarms in einer Supinations-, die Knochen des Unterschenkels in einer Pronations-Stellung. Dieser Gegensatz darf nicht bestehen.

Nun sollte man meinen, dass Martins die Vorstellung gehabt habe, der ursprünglich gerade Humerus hätte thatsächlich in seinem unteren Teil eine Drehung gemacht, der Humerus sei daher „tordu" (verdreht) — keineswegs. Martins sagt ausdrücklich (Nr. 41 l. c., S. 57): „la torsion de l'humérus n'étant pas le résultat d'une action mécanique sur un os originairement droit — et a lignes parallèles à l'axe comme le fémur — il ne saurait en être ainsi. Le corps de l'humerus est

originairement tordu; en le retordant nous ne faisons que retablir sa ressemblance extrême avec le fémur, dont il est le représentant thoracique.“

Das soll doch heissen, „der Humerus ist von seiner Entstehung an „tordu“ (verdreht), die Torsion ist nicht das Resultat einer mechanischen Wirkung“.

Wie ist das zu verstehen? Wie soll man das begreifen? Martins hat die Skelette von Embryonen untersucht und hat keine Torsion beobachtet; erst bei einem zweijährigen Kinde ist die Torsion bemerkbar. Er schliesst daraus (l. c. S. 65): „Cependant du jour où les membres se montrent chez le foetus, la torsion existe, parceque la flexion de l'avant bras se fait en avant. La torsion de l'humérus n'est donc point une torsion mécanique qui s'opère à une certaine époque de la vie, c'est une torsion virtuelle, qui ne s'est jamais opérée mécaniquement.“ Und nun heisst es weiter: „Mais cette torsion virtuelle a eu toutes les conséquences d'une torsion réelle. Tant dans le bras, disposé comme si elle s'était physiquement effectué: les muscles, les artères, les nerfs, ont saisi le mouvement de rotation cubitale de l'humérus“, — und weiter: Was ist der Unterschied zwischen Arm und Bein, so lautet die Antwort: „l'humérus est tordu et le fémur ne l'est pas.“

Mit anderen Worten ausgedrückt: Die Torsion des Oberarms ist keine wirkliche mechanische, sondern eine „gedachte“. Anders weiss ich das Wort „virtuelle“ nicht zu übersetzen — und diese „gedachte“ (abstrakte) Torsion soll alle Folgen einer wirklichen Torsion gehabt haben? Wie ist das nur möglich? frage ich. Freilich hat Martins diese Erörterung überschrieben: Difficulté métaphysique — und darin hat er recht gehabt. Das ist aber metaphysisch nicht allein schwierig, sondern ganz unmöglich.

Der Knochen soll keine wirkliche Torsion erfahren haben, die Torsion ist nur gedacht — „virtuell“, aber die Muskeln,

die Arterien, die Nerven sind der gedachten „virtuellen“ Bewegung gefolgt.

Das ist rein unmöglich!

Da nun aber Martins durch seine Torsions-Hypothese den Unterschied zwischen Brust- und Beckengliedmassen in gewissem Sinne beseitigte, seine Theorie daher einem gewissen Bedürfnis nachkam, so fand dieselbe Anhänger. Man beobachtete, dass der Humerus nicht gerade sei, sondern eine leichte Krümmung zeige, und meinte, man könne vielleicht doch durch embryologische Studien eine solche wirkliche Torsion nachweisen. Diesen seinen eigenen Anhängern, die weiter gehen wollten als ihr Meister, antwortet Martins in seiner zweiten Abhandlung 1862 (l. c. S. 267) „un certain nombre d'anatomistes, qui ont bien voulu prêter quelques attentions au Mémoire sur la comparaison des membres, dont celui-ci n'est que le compliment, pensent que les différentes assertions qui s'y trouvent, telles que la torsion de l'humérus et la composition de chapiteau tibial, auraient besoin d'être confirmées par l'étude embryologique de l'homme et des animaux. Je ne partage pas cette opinion En effet, en quelque âge qu'on étudie un embryon de Mammifère terrestre ou aquatique, on trouvera toujours que son humérus est tordu de 180 dégrés. L'humérus n'est point un os d'abord droit qui se tord ensuite. Il y a mieux: l'humérus est tordu avant d'exister, lorsque dans le foetus âge de quelques semaines la main apparaît sur les côtés du tronc, elle est en demi-supination dirigée en avant, et par conséquent l'humérus qui doit se développer plus tard, est déjà virtuellement tordu de 180 dégrés. L'embryologie ne nous enseigne donc rien dans ce cas particulier.“

Diese Worte bestätigen nur das, was ich bereits oben gesagt habe: nach Martins ist der Humerus nicht anfangs gerade und wird „verdreht“, sondern es bildet sich der Knochen

gleich von Anfang an als ein „tordu“, als „verdrehter“. Die „Verdrehung“ — Torsion — ist eine „virtuelle“, nur gedachte.

Der ganzen Theorie oder Hypothese Martins liegt eine unhaltbare metaphysische Spekulation zu Grunde. Damit wäre die Angelegenheit eigentlich vollkommen beseitigt, aber, da die Idee von Martins mit den ernstesten Konsequenzen verfolgt wurde, da er nicht allein die Knochen, sondern auch Muskeln, Nerven und Gefässe auf Grund seiner Theorie homologisieren wollte, so muss ich mit wenig Worten darlegen, dass sich trotzdem nicht alles erklären liess, sondern dass Martins im weiteren auch noch sehr gewagte Behauptungen aufstellen musste, um sein Ziel zu erreichen.

Den Vergleich der Skelettteile der Schulter und Hüfte lasse ich beiseite: der Humerus ist ein „verdrehter“ Femur, der Radius ist gleich der Tibia, die Ulna gleich der Fibula, das Olekranon gleich der Patella, die Knochen der Hände sind gleich denen der Füsse. — Aber damit begnügt sich Martins gar nicht: seine unbestreitbar sehr ausgebreitete und gründliche Kenntnis der vergleichenden Anatomie, seine Erfahrungen auf morphologischem Gebiete gestatten ihm, die ganze Reihe der Säugetiere durchzumustern, und die Eigentümlichkeiten der einzelnen Gruppen und Familien hervorzuheben. Da nun aber thatsächlich sich bei den Säugetieren Radius und Ulna, Tibia und Fibula nicht ganz gleichmässig zu einander und zum Humerus resp. zum Femur verhalten, so gelangt Martins zu mancherlei höchst auffallenden Ergebnissen. Einige davon führe ich hier an:

Die Tibia entspricht nicht nur dem Radius, sondern auch dem proximalen Ende der Ulna, beide Knochen sind mit einander verschmolzen, anders ausgedrückt: die proximalen Enden des Radius und der Ulna entsprechen dem proximalen Ende der Tibia. Die Fibula entspricht infolgedessen nur dem

unteren Abschnitt der Ulna etwa vom Processus coronoideus ulnae ab.

Weil nämlich thatsächlich die Ulna bei Säugetieren und bei Amphibien sich mit dem Humerus gelenkig verbindet, dagegen bekanntlich die Fibula nicht bei allen Säugetieren sich gelenkig mit dem Femur vereinigt, so schliesst Martins daraus, freilich unrichtig, dass in der Tibia noch ein Knochenstück stecke, das dem proximalen Ende der Ulna zu vergleichen wäre. Martins kennt freilich die thatsächliche Verbindung der Fibula mit dem Femur bei einzelnen Säugetieren, weshalb einzelne Anatomen, wie Owen und Gervais, die Fibula der ganzen Ulna verglichen haben, aber er meint, dass damit die anderen Schwierigkeiten nicht beseitigt sind.

Auf die Homologisierung der einzelnen Knochen der Hand und des Fusses, auf den Vergleich der Muskeln, Arterien und Nerven, die von Martins in sehr konsequenter Weise durchgeführt werden, gehe ich nicht ein. Da ich dem Grundprinzip seines Vergleichs nicht beistimme, kann ich auch die weiteren Schlüsse in betreff der Weichteile nicht billigen — daher ist eine ausführliche Aufzählung der Mitteilungen wohl überflüssig. Ich betone nur nochmals ausdrücklich, dass Martins nach Vicq d'Azyr derjenige Forscher ist, der die Homologie in allen Teilen durchgeführt hat.

In einer späteren Publikation (1868) scheint Martins mit Rücksicht auf die Ergebnisse der Untersuchungen Gegenbaurs seine Ansicht insofern geändert zu haben, als er jetzt eine wirkliche, keine virtuelle Drehung des Humerus zugiebt. Martins schreibt in jenem Aufsatz, nachdem er zuerst seine eigenen Ansichten auseinandergesetzt, dann über Gegenbaurs Ergebnisse kurz referiert hat, folgendes: „Le phénomène sort dont les limbes de la métaphysique par entier dans le domaine de la réalité, non seulement la torsion explique toutes les différences osteologiques, musculaires, artérielles et nevrologiques,

qui existent entre le bras et la cuisse, mais encore l'os se tourne réellement; et pendant qu'il croit en longueur, son extremité inferieure decrit autour de son axe un mouvement de rotation dont l'amplitude sera deduite rigoureusement d'un plus grand nombre d'observations reposant sur les membres principes!"

Den Artikel von Martins im „Dictionnaire encyclopaedique" habe ich selbst nicht in Händen gehabt, deshalb suche ich das daraus hervor, was ich bei Testut (57) gefunden habe.

Testut giebt in Kürze ein Citat aus Martins Abhandlung im Dictionnaire encyclopaedique des Sciences (S. 480). Ich kann nicht umhin, dies Citat herzusetzen. Es lautet (cf. Testut I, S. 318): „L'humérus étant un fémur tordu; si l'on veut comparer ses deux os, il faut avant tout détordre l'humérus. Le résultat de cette opération est de placer l'épitrochlée en dehors et l'épicondyle en dedans. Cela fait, la comparaison des membres n'offre plus aucune difficulté: en effet, le col de l'humérus est dirigé en dedans, comme celui du fémur; la partie postérieure ou tricipital de l'os du bras se trouve en avant, comme la partie convexe et tricipitale de l'os de la cuisse. Les deux os sont donc semblables, leur condyles articulaires se contournent en arrière, l'olecranon est en avant comme la rotule, de plus elle est attachée à la partie antérieure et interne de la tête du tibia, qui représente la partie olecranienne de la tête du cubitus, soudée et confondue avec celle du radius".

Dann fährt Testut fort (l. c. S. 319): „Martins a enseigné longtemps, que la torsion de l'humérus était purement virtuelle, mais, à la suite des recherches de Gegenbaur — il a modifié ses idées sur ce point; il persiste à considérer comme virtuelle la torsion initiale de l'os; mais il admet que cette torsion continue réellement dans l'état foetus, infant et adulte".

Erwähnenswert ist übrigens noch folgendes. Ein französischer Forscher, Pozzi hat, wie Testut mitteilt (l. c. S. 319),

um die Martins'sche Theorie zu beweisen, den Oberschenkel „verdreht". Die betreffende Stelle bei Testut lautet: „Pozzi, qui s'est rallié entièrement aux idées de Martins, procède d'une façon inverse: au lieu de détordre l'humerus, il tord le fémur de 180°, et arrive aussi (fig. 267) par une nouvelle méthode, à la conclusion identique. On peut voir au Musée de la faculté de médicine à Paris, de preparations osteologiques qu'il y a déposée en 1870 et qui rendent les homologies des membres tout aussi saississante que les planchettes de Martins figurée plus haut (fig. 266)".

Die von Pozzi ausgeführte „Torsion" des distalen Abschnittes des Femur ist meiner Ansicht nach ebensowenig begründet als die Torsion des distalen Humerus-Endes von Martins. Ob Pozzi selbst über diese vermeintliche Torsion des Femur etwas veröffentlicht hat, habe ich nicht in Erfahrung bringen können. Testut citiert keine Abhandlung Pozzis. —

Die Martins'sche Torsionstheorie hätte vielleicht keine Anhänger gefunden, wenn sich nicht Gegenbaur in gewissem Sinne zu derselben bekannt hätte. Infolge der unzweifelhaften Autorität Gegenbaurs in vergleichend-anatomischen Fragen schlossen sich viele Gelehrte der Martins'schen Drehungstheorie an — dagegen fand die Theorie auch sehr bald erheblichen Widerspruch. Die Torsionstheorie Martins hat aber durch Gegenbaur auch eine gewisse Veränderung erlitten: Martins hielt die Torsion anfangs für eine virtuelle, er fand an den Knochen des Fötus keine Torsion, erst bei einem einjährigen Kinde konnte er die virtuelle („gedachte") Torsion wahrnehmen. Gegenbaur hat die Behauptung Martins, dass der fötale Humerus nicht „tordu" sei, durch Messungen widerlegt. Er hat einen Unterschied nachgewiesen für die Stellung der Gelenkenden des Humerus bei Föten, Kindern und Erwachsenen, und sagt: „Angesichts dieser Thatsache wird eine Drehung des Humerus um seine Längsachse als erwiesen be-

trachtet werden können. Der Humerus muss, um von seinem früheren Zustande der Stellung der beiden Querachsen in den späteren überzugehen, eine Drehung um seine Längsachse vollführen, durch welche der ulnare Epicondylus weiter nach innen, der radiale weiter nach aussen rückt." Noch schärfer hat Gegenbaur seine Ansicht in seinem Lehrbuch der Anatomie des Menschen (5. Aufl. I Bd., Leipzig, Engelmann 1892, S. 207) ausgesprochen, indem er sagt: „Die am Humerus im Verlauf der Kanten sich aussprechende Spiralform ist das Produkt einer Drehung, welche der Knochen durch Wachstumvorgänge während seiner Entwickelung erfährt. Das distale Ende hat demnach seine ursprünglich vordere Fläche nach hinten und die hintere nach vorn gekehrt. Durch Vergleichung des Verhaltens von Embryonen mit dem der Erwachsenen ergiebt sich eine Drehung in einem Winkel von ca. 90°".

Und in der oben citierten Abhandlung heisst es bei Gegenbaur weiter: „Eine ähnliche Bewegung, wie ich sie oben für den Verlauf der Entwickelung des menschlichen Humerus gezeigt habe, wird sich wohl auch innerhalb der mit vergleichbaren Vordergliedmassen ausgestatteten Wirbeltiere herausstellen."

Die Ergebnisse der Messungen, d. h. eines Unterschiedes in der Stellung des distalen Endes des Humerus zu dem proximalen Abschnitt, bei Embryonen, bei Erwachsenen, bei verschiedenen Rassen u. s. w. sind wohl kaum hier anzugreifen, aber die daraus gezogenen Folgerungen unbedingt. Jene Differenzen sind auch anders zu erklären, als durch eine so vollständige Drehung (Rotation) wie Gegenbaur sie gelehrt hat, das haben auch insbesondere die Gegner der Torsion ins Auge gefasst, z. B. Fischer (15), Julien (35), Sabatier (54), Schmid (56), Durand de Gros (12), Campana (7), Berteaux (3) und viele andere Autoren. Ein Eingehen auf die Ansichten aller dieser Autoren liegt nicht in meiner Aufgabe.

Nur bei den Ansichten eines einzigen Autors muss ich noch einen Augenblick verweilen, bei denen des Mr. J. P. Durand de Gros (12), die in folgenden zwei Abhandlungen niedergelegt sind: 1. La torsion de l'humérus et les origines animales de l'homme, in dem Bulletin de la Société d'Anthropologie de Paris, Tome III, deuxième Série, Paris 1868, p. 523—546; und 2. Les Origines animales et de l'homme éclairées par la physiologie et l'anatomie comparative, Paris 1871; darin enthalten: La torsion de l'humérus et la filiation des espèces p. 41—65, und Création et Transformation p. 66—154.

Durand berichtet zuerst über seine vergleichend-anatomischen Forschungen und kritisiert an der Hand der Ergebnisse die Theorie Martins. Martins habe sich täuschen lassen (l. c., S. 102/3): „L'éminent professeur de Montpellier, trompé par une fausse interprétation de la loi de l'unité du plan organique, interprétation qui a prévalu jusqu'à ce jour dans la science, a jugé à priori que, l'humérus étant visiblement tordu chez la plupart des espèces, il devait nécessairement être tordu chez toutes, et la même ou une telle torsion ne s'accuserait par aucun signe apparent". Im Gegensatz nun zu der Ansicht Martins, dass der Humerus bei allen Vierfüssern „tordu" (verdreht oder gewunden) sei, schreibt Durand: „Cette déclaration de M. Ch. Martins, si elle était exacte, serait une réfutation péremptoire de la thèse sur la correspondence des membres. Mais il n'en est pas ainsi: les assertions que nous venons de reproduire contiennent des erreurs de raisonnement et des erreurs de fait, dans lesquelles cet observateur, pourtant si sagace, est allé se jeter faute d'avoir pris par fanal l'idée transformiste. Non tous les Mammifères et tous les Reptiles terrestres ou aquatiques, vivants ou fossiles n'ont point l'humerus tordu; non, c'est d'abord l'observation directe qui nous l'apprend, et en second lieu c'est la théorie de la torsion humérale proposée

par M. Martins qui nous démontre qu'on vertu de la logique naturelle les choses n'auraient pu se passer ainsi".

Durand behauptet, dass keineswegs alle Säuger und alle Reptilien einen gewundenen oder verdrehten (tordu) Humerus hätten: bei den Cetacea herbivora und bei den Amphibien sei die Stellung der vorderen Extremität eine andere, als bei den übrigen vierfüssigen Wirbeltieren. Deshalb habe er bereits früher vorgeschlagen, die so verschiedenen Formen der Brustgliedmassen in zwei Gruppen zu teilen: „des bras géniculés et des bras cubités". Aber er verwirft diese Einteilung, weil sie nicht scharf genug ist. Er weist dann nochmals darauf hin, dass der Humerus nicht der einzige „gewundene" Knochen ist. Er glaubt die allendliche Lösung der Frage darin gefunden zu haben, dass die Extremitäten der Wirbeltiere in Form dreier grosser Typen sich finden, nämlich (l. c. S. 110):

1. Degré: Isotropie, avec direction et flexion (virtuelle) laterales des deux paires des membres. L'humérus et le fémur sans torsion aucune, ou tant au moins sans torsion antéro-interne.

2. Degré: Isotropie, avec direction et flexion longitudinales des deux membres dans le sens de la progression, l'humérus et le fémur tordus tous deux d'avant en dedans de 90 dégrés; à leur base environ.

3. Degré. Il se distingue des précédent par le charactère d'heterotropie, c'est-à-dire en ce que le membre thoracique est inverti, se ploie en sens inverse du membre pelvien et a un coude au lieu d'un genou.

Der Verfasser nennt die erste Gruppe der Wirbeltiere „Protomorphes" (Ichthyosaures, Balaena), die zweite „Mesomorphes" (Schildkröten) und die dritte „Neomorphes".

Er erläutert diese Einteilung durch eine einfach schematische Figur, die wir leider hier nicht reproduzieren können.

So geistreich diese Theorie ist, so schlagend auch die Martinssche Theorie zurückgewiesen ist, so ist sie doch nicht annehmbar, weil die Behauptung, dass bei Schildkröten beide Extremitäten „geniculés“ sind, sich nicht aufrecht erhalten lässt. Die verschiedene Knickung der vorderen und hinteren Extremität bei den „Neomorphes“ ist entschieden richtig, doch sind weitere Folgerungen in betreff der Muskeln und Nerven nicht gezogen.

5. Die embryonale Theorie.
(Rotations-Theorie.)

Gegenüber allen diesen der Reihe nach aufgezählten Theorien hat sich in der Neuzeit in allen Kreisen der Fachgelehrten eine Anschauungsweise verbreitet, die ich als die embryonale Theorie oder die Rotations-Theorie der Extremitäten bezeichnen werde.

Ich meine diese Anschauung oder Theorie am besten zu charakterisieren, wenn ich sie mit den eigenen Worten der Embryologen Kölliker (39) und Hertwig (27) hersetze.

Kölliker (39), Entwickelungsgeschichte des Menschen, 2. Auflage, Leipzig 1879, S. 487, § 34, Entwickelung des Skeletts der Glieder, schreibt: „Zur Zeit, wo die Extremitäten in den ersten Spuren sichtbar sind, stellen dieselben wesentlich gleich beschaffene kurze Stummelchen dar, welche seitlich vom Rumpfe abstehen, und, wie die späteren Zustände lehren, ihre Streckseite dorsalwärts und die spätere Radial-[Tibial-]Seite kopfwärts gerichtet und am proximalen Rande zeigen. Mit zunehmendem Wachstum legen sich die Glieder immer mehr ventralwärts dem Leibe an und stellen sich auch nach und nach etwas schräg nach hinten, so jedoch, dass die vordere Extremität stärker geneigt ist, als die hintere Gliedmasse. Gleichzeitig tritt nun auch die erste Gliederung auf, indem Hand und Fuss von

den übrigen Gliedmassen sich abschnüren. Nicht viel später erscheint denn auch in dem noch sehr kurzen Anfangsteil der eigentlichen Gliedmassen die erste Andeutung von Scheidung in zwei Abschnitte dadurch, dass am Arm der Ellenbogen als eine nach hinten gerichtete Konvexität, und am Bein das Knie als eine leichte Wölbung nach vorn auftritt.

Mit diesem bereits im zweiten Monat auftretenden Unterschied, der nun ausgesprochen wird, ist die wichtigste Verschiedenheit beider Glieder angelegt, und man kann diese mit Humphry [1876] auch so ausdrücken, dass man sagt, die vordere Extremität rotiere aus ihrer primitiven lateralen Stellung allmählich um ihre Längsachse nach der distalen Seite, während bei den hinteren Gliedmassen das Umgekehrte stattfindet, was denn als weitere Folge nach sich zieht, dass am Arm die Streckseite an die distale, am Bein an die proximale Seite zu liegen kommt. Die eigentlichen Ursachen, welche die verschiedene Drehung der beiden Glieder bedingen, sind noch ganz unklar. Sei dem nun, wie ihm wolle, so geht aus dem Gesagten auf jeden Fall so viel mit Sicherheit hervor, dass ursprünglich Arm und Bein genau dieselbe Stellung haben, und dass die Momente, welche die spätere verschiedene Lagerung und Krümmung derselben bewirken, schon in der frühesten Fötalzeit an beiden Gliedmassen wirksam sind. Man wird daher dieser Drehung des Arms nach der distalen Seite, die des Beins nach der proximalen Seite entgegenzusetzen haben, und ausserdem auch die früh entwickelte Pronation der Hand ins Auge fassen müssen, um ein Verständnis des bleibenden Verhältnisses zu gewinnen. Anders ausgedrückt müssen die Homologien der beiden Extremitäten nach ihrer frühesten fötalen Stellung bestimmt werden, und sind daher alle Extensorengruppen einander gleichwertig, und ebenso alle Flexionsabteilungen, sowie Radius und Tibia, und Ulna und Fibula“.

O. Hertwig (Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen, 5. Aufl. Jena 1896, S. 585) schreibt: „Bei ihrer Vergrösserung legen sich die Gliedmassen der Bauchfläche des Embryo an und sind dabei schräg von vorn nach hinten gerichtet, und zwar die vorderen Gliedmassen mehr als die hinteren. Bei beiden liegt ursprünglich die spätere Streckseite dorsal, die Beugeseite ventral. Sowohl der radiale wie der tibiale Rand mit dem Daumen und der grossen Zehe sind kopfwärts, und der fünfte Finger und die fünfte Zehe sind schwanzwärts gerichtet". Und dann: „Im weiteren Fortgang der Entwickelung verändern die beiden Gliedmassen ihre Ausgangsstellung, und zwar die vordere in höherem Grade als die hintere, indem sie sich um ihre Längsachse in entgegengesetzter Richtung drehen. Auf diese Weise kommt am Oberarm die Streckseite nach hinten, am Oberschenkel nach vorn zu liegen, Radius und Daumen sind jetzt lateralwärts, Tibia und grosse Zehe medianwärts gelagert. Diese Lagenveränderungen durch Drehung sind bei Bestimmung der Homologie der vorderen und hinteren Extremität naturgemäss in Rechnung zu bringen, so dass Radius und Tibia, Ulna und Fibula einander entsprechen".

Wer zum erstenmal auf die Bedeutung der Entwickelung für den Vergleich der Extremitäten aufmerksam gemacht hat, vermag ich nicht festzustellen. Nach Eisler (l. c. S. 8) findet sich der erste Hinweis auf die Wichtigkeit der embryonalen Stellung der Extremitäten für den Vergleich bei G. M. Humphry 1858 (A Treaty of the human skeleton). Als eigentlicher Urheber der neuen Auffassung wird aber F. H. Huxley (On the limbs of vertebrates. Medical Times and Gazette 1864) von Eisler bezeichnet: „Man dürfe die Extremitäten nicht in der Stellung, die sie beim Erwachsenen einnehmen, vergleichen, sondern einzig und allein in der beim ersten Erscheinen am embryonalen Körper, wo sie wirklich einander entsprechen. Da stehen sie rechtwinkelig vom Rumpf ab und wenden die Streckfläche dor-

salwärts, die Beugefläche ventralwärts. Erst allmählich werden sie geknickt und bekommen die von ihren Funktionen im Leben abhängige Stellung". (Eisler l. c. S. 8.) Diese embryonale Theorie ist dann weiter ausgearbeitet von Humphry (30) in seinen späteren Arbeiten, von denen ich hier nenne: The limbs of vertebrates animals. Cambridge and London 1860. 44 pag. und den Aufsatz: On the comparison of the fore and hind limbs im Vertebrates im Journal of Anatomy and Physiology, Vol. X, pag. 660—671. Humphry sagt, dass die Extremitäten der Vierfüssler in Knie und Ellenbogen, Fuss- und Handgelenk gebeugt wurden, aber in entgegengesetztem Sinne, weil die vorderen Gliedmassen zum Ziehen (traction function), die hinteren Gliedmassen zum Schieben (propelling function) bestimmt waren. Es hätte sich darum die vordere Extremität nach hinten, die hintere Extremität nach vorn gedreht. Er geht auch auf die Homologie der Muskeln und Nerven ein. Der Triceps extensor antibrachi (M. triceps brachii) entspreche dem Quadriceps extensor cruris".

Zu dieser, wie ich meine, unrichtigen Ansicht bekennt sich auch W. H. Flower (18). (An introduction to the Osteology of the Mammalia. 3. ed. London 1885. Deutsch von Gadow. Leipzig, Engelmann 1886. S. 330—341). Die Gliedmassen sprossen an den Körperseiten des Embryo als knospenartige Fortsätze hervor; dabei stehen die Gliedmassen im rechten Winkel von der Rumpfachse ab und sind einander parallel. Jede Extremität hat eine obere oder dorsale Fläche, eine untere oder ventrale Fläche und einen vorderen und hinteren Rand (präaxialer und postaxialer Rand nach Huxley). — Nun heisst es weiter: Die Rückenfläche der vorderen Gliedmassen umfasst den Rücken der Hand und die Streckseite des Unter- und Oberarms, die Rückenfläche der hinteren (Gliedmassen) aber den Rücken des Fusses, die Vorderseite des Unterschenkels und die Streckseite des Oberschenkels."

Dieser Satz ist meiner Ansicht nach völlig irrig. Um nun zu der Rechtfertigung seiner Ansicht zu gelangen, schreibt Flower weiter: „Die nächste, schon in einer sehr frühen Periode des embryonalen Lebens stattfindende Veränderung, welche eine der allergeeignetsten ist, den Extremitäten ihre charakteristische Gestaltung zu verleihen, beruht auf der Drehung der ganzen Gliedmassen vom proximalen Ende aus, aber in jedem der beiden Fälle in einer entgegengesetzten Richtung. Und weiter: „Die vordere Extremität ist von der Schulter aus fast um das ganze Viertel eines Kreises nach hinten gedreht, die hintere Extremität ist zugleich von der Hüfte aus in demselben Umfang nach vorn gedreht.“

Ferner die nächste, bloss die vorderen Gliedmassen betreffende Entwickelungsphase besteht in einer Drehung des unteren Endes der Speiche um die Elle, wodurch die Hand von der hinteren Seite der Extremität zur vorderen gewendet wird. Bei den meisten Säugetieren ist die Hand hier nun in dieser Stellung fixiert. Es wird jetzt wohl verständlich sein, warum bei der gewöhnlichen Ortsbewegung der vierfüssigen Tiere die Aussenseite der Hand, obgleich die äussere Seite des Oberarmbeins der inneren des Oberschenkelbeins entspricht, doch mit der äusseren, aber nicht der inneren Seite des Fusses korrespondiert.

Und weiter: „Ähnliche Modifikationen treten an der hinteren Extremität auf. Der Oberschenkel biegt sich in der Regel mit seinem distalen Ende nach unten, sodass die dorsale als die Streckseite vorn und die ventrale oder Beugeseite hinten ist“. — Ich habe bei der Darstellung Flowers etwas länger verweilt, weil er die herrschende Ansicht in sehr klarer Weise wiedergiebt. Die Fehler seiner Anschauung liegen in folgendem: 1. Eine Drehung der vorderen Extremität nach hinten und der hinteren nach vorn findet nicht statt. 2. Die Dorsalseite ohne weiteres mit der Streckfläche zu identifizieren ist nicht statthaft.

3. Flower verkennt vollständig, dass nicht allein der Vorderarm, sondern auch der Unterschenkel sich in pronierter Stellung befindet, wie sowohl die älteren (Flourens) als auch viele neuere Autoren (Holl) betont haben.

Als Anhänger dieser Rotationstheorie nenne ich ferner: Julien (35), Sabatier (54), Testut (57), Berteaux (3), ferner Hatschek (26), Holl (29) und Wiedersheim (63). Ich muss noch etwas bei ihren Angaben verweilen.

A. Julien (35) hat seine Ansichten in einer Abhandlung niedergelegt: Communication sur l'homologie des membres thoraciques et abdominales in: Congrès international des sciences anthropologiques, tenu à Paris 18—21 Août 1878. (Paris 1879. S 252—259.) Wieder abgedruckt unter dem Titel: De l'homologie des membres thoraciques et abdominales; Revue d'anthropologie II Serie Tome II Paris 1879. S. 13–27. (Eisler citiert noch eine andere Abhandlung unter demselben Titel in den Mémoires de la Société d'Anthropologie 1878 — ich habe die Abhandlung nicht ermitteln können.) Julien hat seiner ersten Abhandlung das Motto gegeben: „L'humérus n'est pas un fémur retourné.“ Er sucht vor allem die Gründe darzulegen, denen zufolge die Torsions-Theorie Martins' unhaltbar ist. Für meinen Zweck genügt es, den Schlusssatz Nr. 6 hier mit den eigenen Worten des Autors wiederzugeben (l. c. S. 248—9): „Pour établir l'homotypie des deux membres, il suffira donc de les ramener à leur position embryonnaire primordiale, en faisant subir a chaque d'eux au niveau des articulations scapulo-humérale et coxo-fémorale un mouvement de 90 dégrés au sens inverse de celui qu'ils ont depuis leur apparition.“

Armand Sabatier (54) in Montpellier (Comparaison des ceintures et des Membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés. Montpellier et Paris, 1880. 4° av. 9 fol.) bekennt sich zu den Anschauungen Juliens und verweist auf die gleichen Anschauungen Huxleys. Er sei unabhängig von

seinen Vorgängern zu denselben Ergebnissen gelangt. Sabatier giebt dieser embryonalen Theorie den Namen Théorie articulaire ou Théorie de la Rotation (l. c. p. 379). Der wichtigste Satz lautet ebenda: „J'ai en particulier aux pages 253—258 insisté sur le mécanisme qui préside aux modifications des membres, et analysé les phases successives par lesquelles passent les membres du foetus, pour devenir membres de l'adulte. De ces considérations il résulte que le membre antérieur et postérieur commencent par être identiques dans l'embryon, étant placés perpendiculairement à l'axe vertebrale, et étant parallèles entre eux, qu'à cette époque, la saillie du coude et celle du genou sont également dirigés en dehors, tandis que les faces palmaires de la main et du pied regardent en dedans. Plus tard et progressivement le membre antérieur subit un mouvement de rotation en dehors de l'articulation scapulo-humérale, et le membre postérieur un mouvement de rotation en dedans, dans l'articulation fémorale. En même temps un mouvement de pronation progressive de l'avant bras amène l'extrêmité de la main en avant, tandis qu'un mouvement de supination beaucoup moins prononcé de la jambe amène l'extrêmité du pied légèrement en dehors.“

Bemerkenswert ist, dass Sabatier, wie seine Vorgänger, die Drehung (Rotation) in der Art. humeri und in der Art. coxae in entgegengesetzter Richtung erfolgen lässt, dass er aber anders als seine Vorgänger den Unterschenkel und den Vorderarm auch eine entgegengesetzte Bewegung machen lässt: der Vorderarm mache eine Pronation, der Unterschenkel eine Supination. Das Buch Sabatiers ist nicht leicht zu beschaffen — wer sich in Kürze mit den Resultaten bekannt machen will, findet dieselben mitgeteilt in dem Werke Berteaux' (l. c. S. 375—386).

L. Testut, Traité d'anatomie, Tome I Paris 1889, S. 245/6 und 317—324. Homologie des membres. Testut wendet sich gegen die Theorie Martins und schliesst sich an Julien und

Sabatier. „J'incline vers l'hypothèse de la rotation dans le corps de l'os et je considère l'orientation — différente des deux membres de l'adulte, comme le résultat d'une double torsion au sens inverse de l'humérus et du fémur."

Unter den deutschen Autoren, die sich der Rotationstheorie angeschlossen haben, nenne ich ausser Kölliker und Hertwig vor allem Hatschek (20). (Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere, in den Verhandlungen der III. Vers. der anat. Gesellsch. zu Berlin 1889, Jena 1889.) Er steht (S. 82—90) wesentlich auf dem Boden der phylogenetischen Anschauung; seine Ansicht lässt sich folgendermassen zusammenfassen: „Bei den höher differenzierten vierfüssigen Tieren erfährt die vordere und hintere Extremität charakteristische Lageveränderungen. Der stützende Teil sowohl der vorderen wie der hinteren Extremitäten wendet sich nach vorn, sodass der Daumen als der innerste, der fünfte aber als äusserster in der Reihe der Finger liegt. Der Stamm oder der Strahl der Extremität dagegen verhält sich verschieden bei der vorderen und bei der hinteren Extremität. Bei der vorderen Extremität wird nämlich der Strahl, d. i. Ober- und Unterarm, derart nach hinten gedreht, dass das Ellenbogengelenk nach hinten gerichtet ist, da nun der stützende Teil in entgegengesetztem Sinne gedreht ist, und zwar im Sinne der Pronationsstellung, so erfolgt eine Überkreuzung von Radius und Ulna. Bei der hinteren Extremität wird dagegen der Extremitätstiel (Oberschenkel) nach vorn gedreht, sodass das Kniegelenk nach vorn sieht; es ist hier der stützende Teil in gleichnamiger Weise gedreht, und daher bleiben die Skelettstücke des Unterschenkels sich parallel." Hatschek erkennt demnach die Pronationsstellung der Vorder-Extremität (Vorderarm) an, aber die des Unterschenkels nicht. Er ist dagegen, die „Torsion des Humerus" zur Erklärung der Homologie zu benutzen. Er sagt: „Wir sind daher der Ansicht, dass die oben erörterte Lagenveränderung des Arms nicht mit der Torsion des

Humerus einherging, sondern durch Drehung im Schultergelenk erfolgte. Da ich die Torsion des Humerus schon bei Salamandern in schärfster Weise ausgeprägt finde, so möchte ich diese auf einen älteren Vorgang beziehen, welcher der hier erörterten Lagenveränderung der Extremität vorherging. Ich kann mich also der speziellen Erklärung Gegenbaurs nicht anschliessen, noch viel weniger aber finde ich mich in Übereinstimmung mit der Ansicht Albrechts."

Bei einem Referat über die Arbeit Holls [Über die Entwickelung der Stellung der Gliedmassen des Menschen und der Säugetiere, K. Akademie der Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. C, Abt. III. Februar 1891. Wien 1891] muss ich zuerst bekennen, dass ich — wie ein Brief Holls und eine Notiz bei Eisler (S. 20) darthun — Holl missverstanden habe, indem ich ihn als Gegner der Theorie der Drehung beider Extremitäten hingestellt habe. Ich bin zu diesem Missverständnis verleitet worden dadurch, dass Holl freilich von einer „Drehung" des Humerus (Torsion), aber auch von der Drehung der Extremitäten (Rotation) redet. Holl ist als Anhänger der Rotations-Theorie aufzufassen. Er schreibt, dass er ein Gegner der Torsions-Theorie des Humerus sei, nicht aber gegen die Rotation der Extremitäten aufgetreten sei. „Ich erlaube mir aber zu erklären, dass beide Extremitäten rotiert haben und zwar als Ganzes; die untere im Hüftgelenk, die obere samt dem Schultergürtel. Auf den Unterschied, der hier zwischen der vorderen und hinteren Extremität liegt, will ich nicht eingehen, weil ich darauf keinen Wert lege". — Was mir speziell die Abhandlung meines verehrten Kollegen Holl so ausserordentlich wertvoll macht, ist: 1. dass er gegen die Supinationsstellung des Vorderarms beim Vergleich sich ausspricht, und den pronierten Vorderarm mit dem Unterschenkel verglichen haben will; und 2. dass er nachweist, es seien die Knochen des Unterschenkels nicht einander parallel, sondern auch gekreuzt, d. h.

in Pronationsstellung. Darin liegt für mich der Schwerpunkt der Abhandlung Holls. Holl sagt (l. c. 39): „Bei der Pronation also stehen Radius und Ulna gekreuzt, bei der Supination parallel, Radius lateral. Ulna medial; beim Unterschenkel giebt es nur eine Stellung der Tibia und Fibula zu einander, die unwandelbar ist, die Kreuzungsstellung derselben oder ihre Pronation. Am Unterschenkel kann von einer Supination ähnlich wie beim Vorderarm niemals die Rede sein; die Supination geht aus der Pronation hervor und kommt nur am Vorderarm zur Erscheinung". — Und weiter (l. c. S. 48): „Aus alledem geht hervor, dass während des embryonalen Lebens an der oberen Extremität eine Pronations-Stellung des Vorderarms und der Hand sich entwickelt, während an der unteren Extremität eine bleibende Pronationsstellung der Unterschenkelknochen und eine Supination des Fusses zustande gebracht wird".

Ich muss noch etwas bei den höchst interessanten Auseinandersetzungen Holls verweilen. Nach einem Referat über die Arbeiten Martins, Gegenbaurs, Albrechts, Hatscheks u. s. w. sagt Holl, er müsse sich den Ansichten Schmids, Albrechts und Hatscheks anschliessen, dass die von Gegenbaur besonders nachgewiesene Drehung des Humerus nicht im Sinne der Martinsschen Theorie zu verwerten ist. Die sogenannte „Drehung" (Torsion) im Martins-Gegenbaurschen Sinn sei vollständig ausgeschlossen (l. c. S. 16).

Ehe Holl zur Schilderung der pronierten Stellung des Vorderarms und Unterschenkels übergeht, spricht er die Ansicht aus, dass — so weit ihm bekannt — die obere Extremität immer in Supinations-Stellung zum Vergleich mit der unteren Extremität herbeigezogen worden sei. In Bezug hierauf weise ich auf die Anschauung älterer Autoren, Bourgery, Cruveilhier, vor allen auf Flourens. Es ist zu bedauern, dass Holl nicht Gelegenheit gefunden hat, die französischen Autoren Flourens,

Julien, Sabatier, Testut etc. zu studieren. Holl betont mit vollem Recht, dass es notwendig sei, den Menschen in die Stellung eines vierfüssigen Tieres zu bringen in der Weise, dass der Mensch den Gang auf allen Vieren einschlägt. In dieser Stellung gehen die Extremitäten des Menschen solche Lagenveränderungen ein, dass ihre Homologie mit denen der Vierfüssler unschwer durchzuführen ist (l. c. S. 20 u. 30). Die Lagenveränderung der unteren Extremität erfolgt auch durch Adduktion, Rotation nach einwärts und Streckung im Hüftgelenk, einzig und allein im Hüftgelenk. Die Lagenveränderung der oberen Extremität dagegen erfolgt durch eine Adduktion im Schultergelenk, hauptsächlich aber durch eine Stellungsänderung des Schultergürtels also nicht, wie Hatschek meint, durch entgegengesetzte Rotation von Schulter- und Hüftgelenk.

Als Anhänger der Rotations-Theorie sind ferner zu nennen: A. Berteaux (3), Debierre (10), Kennel (36), Wiedersheim (63), Rauber (52), Melzer (42), Krause (39). Ich verweise insbesondere auf die sehr sorgfältige Auseinandersetzung, welche W. Krause über die Homologie der oberen und unteren Extremitäten im III. Band des Handbuches der menschlichen Anatomie (Hannover 1880, S. 38—53) giebt. W. Krause homologisiert nicht nur die Knochen, sondern auch die Muskeln, Nerven und Blutgefässe. Krause spricht freilich nicht von der Rotation der Gliedmassen beim Embryo, sondern empfiehlt. beim ausgebildeten Individuum die betreffende Rotation auszuführen, um dadurch die Homologie der Glieder zu untersuchen.

Auch die englischen und amerikanischen Autoren, Humphry (30—34), Owen, Flower (18), B. G. Wilder (65), Wyman (66) und andere bekunden Ansichten, die mehr oder weniger sich der Rotations-Hypothese anschliessen. Bei allen Autoren ist das Endresultat das nämliche: Sie nehmen an, dass die Extremitäten sich gedreht (rotiert) haben, oder sie verlangen,

dass man die Extremitäten drehen (rotieren) soll, um zu erklären, dass die Flexoren beim Arm vorn beim Bein hinten liegen. Ich sehe keinen Vorteil für die Auseinandersetzung meiner eigenen Theorie darin, hier über alle die genannten Autoren ausgedehnte Referate zu liefern.

6. Die Theorien von Foltz und Eisler.

Obgleich die Theorien der beiden Autoren Foltz (20) 1863 und Eisler (13) 1895 keineswegs mit einander übereinstimmen, sei es mir doch gestattet, sie in einem Abschnitt zu besprechen, weil sie in meinen Augen etwas Gemeinsames haben, was ich hier nicht mit einem Worte wiedergeben will. Der Leser wird sehr bald erkennen, worin das Gemeinsame der beiden Autoren liegt, die sich weit von der gewöhnlichen Anschauung weg auf ein vollkommen neues Feld der Betrachtung begeben.

Foltz-Lyon (20) hat seine Ansichten in einer sehr ausführlichen Arbeit: Homologie des membres pelviens et thoraciques de l'homme, im Journal de la physiologie et de l'homme et des animaux, publ. pr. Dr. Brown-Séquard, Tome VI. (Paris 1863, S. 49—81 und S 379—421) veröffentlicht. Er liefert zunächst eine kurze historische Einleitung; dann giebt er eine Anleitung, wie man zu verfahren hat, um die Basis des Vergleiches der Brust- und Becken-Gliedmassen zu gewinnen. Man solle den Menschen in die Lage eines Vierfüsslers bringen, dabei aber den Vorderarm in Supinations-Stellung, die Hand in Extension (Dorsalflexion) bringen, so dass dadurch die Hand mit den Fingern nach hinten, der Daumen nach aussen (lateral) gestellt wird. In dieser Lage sollen die Brustgliedmassen den Beckengliedmassen durchaus symmetrisch und homolog sein. Indem ich auf die Wiedergabe im einzelnen verzichte, betone ich, dass nach Foltz homolog sind

die Knochen des Schulter- und des Beckengürtels,
der Humerus und das Femur.

Weiter aber, wie das bei der Stellung, die Foltz der Vorder-Extremität giebt, nicht anders sein kann,

die Ulna = Tibia,
der Radius = Fibula,
das Olekranon = Patella,

gerade so, wie einst Vicq d'Azyr und dessen Anhänger.

Nun aber Hand und Fuss! Beide sind homolog, aber wie? Da bei der nach hinten gerichteten Stellung der Hand der Daumen nach auswärts (lateral), bei dem normal gestellten Fuss die grosse Zehe einwärts (medial) gestellt ist, so können sie nicht homolog sein, sondern

„le gros orteil est binaire et homologue des deux derniers doigts — le pouce est binaire et homologue des deux orteils derniers".

Die grosse Zehe des Fusses ist homolog den beiden letzten (IV und V) Fingern der Hand, der Daumen ist homolog den beiden letzten (IV und V) Zehen des Fusses — die zweite Fusszehe ist homolog dem dritten Finger und die dritte Fusszehe dem zweiten Handfinger. Von dem Metatarsal- und Metakarpal-Knochen gilt ein Gleiches. Der bequemen Übersicht wegen stelle ich das Ganze noch einmal zusammen:

Grosse Zehe I	=	V Finger, IV ,,
Zehe II	=	III ,,
,, III	=	II ,,
,, IV, ,, V	=	I Finger (Daumen).

Daraus ergeben sich denn eigentümliche Homologien der Handwurzel- und Fusswurzelknochen, die ich beiseite lassen kann. Auf eine besondere Kritik der Homologien glaube ich nicht eingehen zu müssen; es ist eben die Basis, auf der die Homologie sich aufbaut, durchaus irrig.

Übrigens muss ich rühmend hervorheben, dass Foltz mit grosser Konsequenz seinen Vergleich der Extremitäten auch in betreff der Weichteile, Muskeln, Gefässe und Nerven durchführt. Hierbei gelangt Foltz, wie das nicht anders sein kann, stark auf Abwege, aber andererseits findet sich eine Menge richtiger Beobachtungen über die Gefäss-, Nerven- und Muskelabnormitäten u. s. w. Eine eingehende Schilderung und eine weitere Kritik dürften mich hier zu weit führen.

Nur einen Satz, den Foltz ausspricht, muss ich zum Schluss hersetzen, Foltzs Kritik über die Martinssche und Gegenbaursche Torsions-Theorie. Foltz sagt: „La Torsion de l'humérus, admise par quelques anatomistes n'existe réellement pas en tant que torsion.“ Weiter: „Ce qu'on a appelé torsion n'est qu'une gouttiére creusée obliquement sur la partie externe de l'os pour passage de l'artere humerale profonde et du nerf radial.“ Das heisst also, eine „Torsion“ des Humerus existiert nicht; das, was man Torsion nennt, ist eine Rinne des Knochens.

Ich schliesse Eislers Theorie hier an, obgleich dieselbe keineswegs mit der von Foltz aufgestellten Ansicht sich deckt. Aber Eisler bietet selbst die Handhabe zum Anschluss an Foltz durch seine Einteilung der Autoren nach Wilder in Syntropisten und Antitropisten. Eisler vergleicht, wie Vicq d'Azyr und Foltz, die Fibula mit dem Radius und die Tibia mit der Ulna. Er ist Antitropist oder nach Wilder Idealist und Centralist wie Foltz.

Eisler hat eine ausserordentlich fleissige und ausführliche Abhandlung veröffentlicht: „Die Homologie der Extremitäten“. Morphologische Studien. Halle, März 1895, mit drei Tafeln und 17 Fig. (Separat-Abdruck aus den Abhandl. der Naturf.-Gesellschaft zu Halle Bd. XIX). Ich habe bereits wiederholt Gelegenheit gehabt, die Abhandlung zu citieren. Hier

sollen nur die Grundprinzipien des Vergleichs in Kürze mitgeteilt werden.

Eisler liefert zuerst eine kritische Übersicht der von anderen Forschern aufgestellten Theorien, wobei er insbesondere meine Theorie einer eingehenden Kritik unterzieht; er verwirft die neue Theorie vollständig. Auf eine sehr naheliegende Polemik gehe ich nicht ein. Eisler ist in der glücklichen Lage gewesen, die ausserordentlich grosse Litteratur, die über die Homologie der Extremitäten besteht, vollkommen durchzuarbeiten, er führt 292 Werke auf. Dass ihm dabei doch einiges entgangen ist, z. B. die Werke von Berteaux, Durand (de Gros), die Untersuchungen von Pozzi u. a. ist bei dem kolossalen Material wohl zu entschuldigen.

Eisler ist mit keiner der bisher in die Welt gesandten Theorien von der Homologie der Extremitättn einverstanden (S. 1—37). Er schliesst sich an die Antitropisten, indem er den Radius der Fibula, nicht der Tibia vergleicht; in andern Einzelheiten weicht er von ihnen ab. Eisler schreibt: „Durch das Gesagte habe ich in der Hauptsache bereits zu erkennen gegeben, wie ich selbst zur Frage des Gliedmassenvergleichs stehe. In dem Bewusstsein, eine der herrschenden entgegengesetzte Ansicht zu verfechten, muss ich es mir umsomehr angelegen sein lassen, Beweise zu erbringen für meine Behauptung, dass der Radius nicht der Fibula, der Pollex nicht dem Hallux homolog ist. Ich stelle mich damit auf die Seite der Antitropisten Foltz, Wyman, Wilder, Coues, und wir wollen sehen, wie viel von dem Resultat als zutreffend erhalten werden kann“ (l. c. S. 38). Dann heisst es weiter: „Im Sinne der Antitropisten setze ich nicht nur eine bilaterale, sondern auch eine anterior-posteriore Symmetrie in der Gliedmassenbildung voraus, sodass also die rechte kraniale Extremität ebensowohl das Spiegelbild der linken kranialen, als — mit der durch die Anpassung an die anderweitige Funktion bedingten Einschränkung —

der rechten kaudalen Extremität darstellt. Am Spiegelbild kann man Vergleiche vornehmen; da nun aber die linke kaudale Extremität wiederum das Spiegelbild der rechten ist, so müssen wir die rechte kraniale und linke kaudale Extremität vergleichen, d. h. die eine an die Stelle der andern setzen können. Dadurch wird der Vergleich sehr vereinfacht und andererseits der Streit, ob man die kaudale Extremität nur mit der kaudalen der gleichen Seite oder auch mit der der andern Seite vergleichen dürfe, überflüssig."

Dann heisst es (l. c. S. 39): „Ausgehend von der Überzeugung, die hoffentlich bald eine allgemeine sein wird, dass die Beziehungen zwischen Nerven und Muskeln konstanter sind, als die zwischen Muskeln und Skelett, werden wir unsern Vergleichungsversuch wesentlich auf die Innervation basieren." Nachdem Eisler nun in Kürze die Nervenverhältnisse der sich bildenden Extremitäten (l. c. S. 43—50) skizziert hat, geht er im III. Abschnitt (60—236) näher auf den Vergleich der einzelnen Teile der Extremitäten über. Er vergleicht zuerst die Muskeln (S. 60—196), dann die Skelettteile (S. 196—216), weiter die Nerven (S. 217—233) und macht zuletzt einige Schlussbemerkungen (S. 235—236). Dann folgen Muskel-Tabellen und ein Verzeichnis der Litteratur.

Ich verweile bei meinem Referat über Eisler nur bei dessen Erörterungen in betreff der Skelettteile, mit denen eigentlich der Vergleich begonnen werden sollte. Ich übergehe dabei den Vergleich der Skelettteile des Schultergürtels und Beckengürtels und hebe nur folgendes hervor: „Humerus und Femur sind natürlich im ganzen homolog." (S. 198.) Bemerkenswert ist, dass Eisler sagt: „die beiden Kondylen des Femur bei den Menschen und bei denjenigen Säugetieren, deren Fibula nicht mehr mit dem Femur artikuliert, entsprechen nur dem Trochlearabschnitt des Humerus, wenngleich auch im allgemeinen

die medialen und lateralen Epikondylen unter einander verglichen werden können.“ Dieser auffallende, aber durchaus irrige Vergleich der beiden Kondylen des Femur mit der Trochlea des Humerus findet seine Erklärung in der abweichenden Deutung, die Eisler den Knochen des Unterschenkels giebt. Leider liefert Eisler uns nicht, wie zu erwarten war, hier beim Vergleich der Skelettelemente eine zusammenfassende Darstellung der Gründe, die ihn veranlasst haben, die beiden Knochen des Unterschenkels anders zu vergleichen wie bisher üblich, sondern er verweist auf die vorangegangene Auseinandersetzung. Eisler vergleicht nämlich, im Gegensatz zu der heute geläufigen und allgemein anerkannten Ansicht, den Radius der Fibula, und die Ulna der Tibia. Da nun Oberarm und Ulna durch Vermittelung der Trochlea artikulieren, sowie Oberschenkel und Tibia durch die Condyli femoris, so muss er folgern, dass, da Tibia = Ulna sein soll, die Trochlea humeri = Condyli femoris ist. Der Schlusssatz ist richtig gezogen, aber der Vordersatz, Ulna = Tibia, ist irrig.

Nun aber weiter der Vergleich der Hand und des Fusses. Ich habe vergeblich nach irgend einem das Ganze der Theorie kurz zusammenfassenden Satze gesucht. — Von dem Vergleich der Fuss- und Handwurzelknochen im einzelnen sehe ich ab, und was die Finger und Zehen betrifft, so geht die Ansicht Eislers vielleicht am ehesten aus dem nachfolgenden, wörtlich citierten Satz hervor (l. c. S. 234):

„Und von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, dürfte eines der wesentlichsten Ergebnisse unserer Betrachtungen, dass nämlich nur die drei radialen Finger in radio-ulnarer Reihenfolge, die drei tibialen Zehen in fibulo-tibialer Folge homolog gesetzt werden können, für 4. und 5. Finger am Fuss, für 4. und 5. Zehe an der Hand Homologa nicht existieren, dem Morphologen in versöhnlicheren Lichte erscheinen.“

Um den Verfasser richtig zu verstehen, habe ich die Hand und den Fuss derselben Seite, aber mit ihrer dorsalen Fläche, auf einander gelegt, dann ergiebt sich, dass dem Daumen (I) der Hand die III. Zehe des Fusses, dem Zeigefinger (II) der Hand die II. Zehe des Fusses, dem Mittelfinger der Hand (III) die grosse Zehe (I) des Fusses entsprechen. Bequem kann man dies Resultat auch erreichen, wenn man die linke Hand und den rechten Fuss oder umgekehrt die rechte Hand und den linken Fuss direkt auf einander setzt, sodass die beiden zweiten Finger und Zehen sich decken. Bei dieser Lagerung, bei der nur je die drei ersten Finger, aber umgekehrt, sich decken, springen an der Hand am ulnaren Rande die beiden letzten Finger (4 u. 5), am Fuss an dem tibialen Rande die beiden ersten Zehen (1 u. 2) frei vor, denen die Homologen fehlen. Oder anders ausgedrückt, am radialen Rande der Hand fehlen zwei Finger (die Homologa der vierten und fünften Zehe, und am tibialen Rande des Fusses fehlen zwei Zehen (die Homologa des vierten und fünften Fingers).

Ich glaube den Verfasser richtig verstanden zu haben, denn in seiner „Homologie der Extremitäten“ (Biolog. Centralblatt 1896, Bd. XVI Nr. 11) sagt er:

„War schon aus der Innervation der Haut und der Muskeln und aus der Insertion der letzteren zu entnehmen, dass die Hand am Radialrand, der Fuss am Tibialrand um zwei Finger bezw. Zehen reduziert seien, während am Ulnar- und Fibular-Rand derartige Hinweise fehlen, so lässt sich nun auch das Verhalten der karpalen und tarsalen Skelett-Elemente damit in Übereinstimmung bringen. Entfernt man an Hand und Fuss die vierten und fünften Finger bezw. die Zehen, deren Homologa aber in den geschwundenen Fingern und Zehen zu suchen sind, mit den zugehörigen Karpalien und Tarsalien, so bleiben erster, zweiter, dritter Finger und ihre antitrop homologen drei tibialen Zehen übrig.“

Ich fasse zum Schluss Eislers Darlegungen in folgender Weise zusammen:

Knochen des Schultergürtels = Beckengürtels
humerus = femur
Ulna = Tibia
Radius = Fibula.

Hand		Fuss	
verschwunden	=	V Zehe	
—	=	IV ,,	
pollex Daumen, I	=	III ,,	
Index, II	=	II ,,	
Dig. med. III	=	I ,,	(hallux)
IV	=	verschwunden.	
V	=		

Soviel über die Theorie Eislers. Er giebt seiner Theorie keinen besonderen Namen. In gewissem Sinne schliesst Eisler sich an Vicq d'Azyrs Analogie renversée an, aber in betreff der Hand und des Fusses verfolgt er eigene, weit von den Spuren Vicq d'Azyrs abweichende Wege. Eisler sagt in seiner Selbstanzeige (l. i. S. 448): „Ich hatte mir die Aufgabe gestellt, die anterior-posteriore Symmetrie der kranialen und kaudalen Extremität, also eine Homotypie im Sinne Gegenbaurs, die antitrope Homologie Wilders, zu beweisen, d. h. ihr den höchstmöglichen Grad der Wahrscheinlichkeit zu geben."

Ich bedaure, über die Theorie Eislers nichts weiter sagen zu können, als dass ich die Theorie im ganzen, wie im einzelnen für durchaus unbegründet, für durchaus verfehlt halte — trotz des dabei aufgewandten Fleisses. — Bisher haben die Fachgenossen sich über die Theorie Eislers ebensowenig ausgesprochen wie über meine eigene. Ich bin begierig, wie die Kritik lauten wird.

Eisler schliesst seine historische Übersicht (l. c. S. 29) mit den Worten Wilders, die ich hieher setze (l. c. S. 167 in der

Übersetzung, die Eisler giebt): „Die Syntropisten und Antitropisten lassen sich als Realisten und Idealisten bezeichnen, da erstere ihre Ansichten auf gewisse Thatsachen stützten, denen sie eine unverhältnismässige Bedeutung beilegten, während letztere (Antitropisten) von der Erkenntnis eines grossen Grundgedankens ausgingen, den sie in allen Teilen des Körpers nachzuweisen suchten. Man kann sie auch Peripheralisten und Centralisten nennen, da jene (Peripheralisten) ihre Vergleichung an den distalen Enden der Extremitäten begannen und das Übrige dazu passend machten, diese (Centralisten) dagegen zuerst die Erscheinung der Symmetrie im Körper selbst betrachteten und danach das gleiche Gesetz in den Körperanhängen zu finden hofften; und schliesslich sind die Anhänger beider Schulen im wesentlichen Teleologen und Morphologen, denn die ersteren legten stets den grössten Nachdruck auf die funktionelle Übereinstimmung von Pollex und Hallux, indess die letzteren nach einem abstrakten morphologischen Gesetz der Organisation für die Erscheinung forschten und nur irre gingen bei diesem Suchen wegen der mangelhaften Unterscheidung zwischen morphologischer und zweckentsprechender Haltung, Gestalt und Zusammensetzung.“ Eisler setzt hinzu: Das ist zwar vor mehr als 20 Jahren gesagt, aber es besteht heute noch ebenso zu Recht.

Im allgemeinen stimme ich den Worten Wilders bei, insbesondere darin, dass die Antitropisten entschieden als Idealisten zu bezeichnen sind; — doch ich habe mich vielleicht schon zu lange für meine Leser bei dieser idealen Theorie Eislers, die sich zum Thatsächlichen in grellen Gegensatz stellt, aufgehalten.

8. Die Albrecht'sche Theorie.

Ich habe die Albrechtsche Theorie an den Schluss meiner Betrachtungen gesetzt, weil ich dieselbe als eine direkte Vor-

läuferin meiner eigenen Theorie ansehe. Albrecht (1) macht nicht die Homologie der Extremitäten zum Zielpunkt seiner Forschungen, sondern wendet sich in seiner Arbeit insbesondere gegen die Torsions-Theorie Gegenbaurs und Martins. Aber das Ergebnis der Forschungen Albrechts ist doch schliesslich eine völlig andere Auffassung der Extremitäten, als sie bisher üblich war; Flourens' Anschauungen scheinen Albrecht unbekannt geblieben zu sein.

Albrecht hat seine Ansichten niedergelegt in seiner Doktor-Dissertation: Beitrag zur Torsions-Theorie des Humerus und zur morphologischen Stellung der Patella in der Reihe der Wirbeltiere (Kiel 1876, 66 Seiten, 4°, mit Tabellen und Abbildungen).

Albrecht giebt im Eingang (S. 6/7) eine „vergleichende Knochentabelle der vorderen und hinteren paarigen Gliedmassen.“ Ich betone nun, dass er der verbreiteten Anschauung huldigt.

Femur = Humerus
Radius = Tibia
Ulna = Fibula
Hand = Fuss
Carpus = Tarsus

in der gewöhnlichen Weise, dass Daumen und grosse Zehe einander entsprechen. — Die Einzelheiten im Vergleich der Knochen kann ich hier beiseite lassen.

Albrecht verwirft die Torsionstheorie Martins, die er radio-postaxiale Torsion des Humerus nennt, vollständig. Die Differenzen des Winkels, den die Achsen der Gelenkes des oberen (proximalen) und des unteren (distalen) Endes des Humerus mit einander bilden, sind nicht durch eine „Torsion“ des Humerus erzeugt, sondern sie sind ebenso vorhanden, wie die Differenzen in anderen Skelettstücken.

Wie ist nun der Unterschied der Stellung der beiden Vorder-

armknochen zu erklären? Radius und Ulna im Vorderarm befinden sich nicht bei allen Tieren in gleicher Stellung.

Albrecht untersucht nun die verschiedene Stellung des Radius zur Ulna in der Reihe der Wirbeltiere vergleichend-anatomisch und findet eine Erklärung der Frage in der phylogenetischen Entwickelung und Stellung der beiden Vorderarmknochen. Er stellt eine Theorie der radio-präaxialen Verschiebung der antibrachialen Skelettstücke auf. Ich kann nicht anders sagen, dass dieser Ausdruck nicht glücklich gewählt ist, dass er dazu beigetragen hat, die Albrechtsche Theorie in Misskredit zu bringen.

Albrecht begründet seine Anschauung auf sehr eingehende anatomische Beobachtungen, deren Ergebnis nun folgendes ist: Radius und Ulna haben bei den verschiedenen Wirbeltieren eine verschiedene Stellung. Beim Plesiosaurus liegt der Radius innen (medial), die Ulna aussen (lateral), bei Reptilien und niederen Säugetieren der Radius vorn (kranial), die Ulna hinten (kaudal), bei placentalen Säugern liegt der Radius aussen (lateral), die Ulna innen (medial). Zwischen dem ersten und zweiten Stadium lassen sich bei Amphibien, zwischen dem zweiten und dritten Stadium bei Säugetieren Übergangsformen nachweisen. Die verschiedenen Fälle von gegenseitiger Stellung von Radius und Ulna sieht Albrecht als Stadien eines in der Reihe der Wirbeltiere fortschreitenden Prozesses an. Im ersten Stadium ist noch keine Verschiebung zu beobachten, die Knochen liegen parallel, beide Enden, das proximale und das distale Ende des Radius, liegen innen (medial). Im zweiten Stadium (Reptilien, niedere Säugetiere) rückt das proximale Ende nach vorn; das distale bleibt an seiner Stelle. Im dritten Stadium ist schliesslich auch das proximale Ende des Radius lateral (aussen) gelagert, es ist somit zu einer vollständigen Kreuzung der Vorderarmknochen gekommen.

Als Ursache dieser Verschiebung der Knochen sieht Albrecht die Verwendung der Vorderextremität als Stützorgan an: die Handfläche ist gegen den Boden gerichtet, Daumen und distales Ende des Radius sind medial gelagert. Sobald die Hand sich zum Greiforgan umbildet, hört die Kreuzung auf: bei der Supination beschreibt das distale Ende des Radius einen Bogen von 180° um die Ulna, das proximale Gelenkende des Radius rotiert um seine Achse, aber es bleibt in seiner Lage zur Ulna unverändert. Das ist es, was Albrecht als präaxiale Wanderung des Radius bezeichnet. Dadurch, dass der ursprünglich nach innen gelegene Radius mehr und mehr sich präaxial lagert, rückt die Ulna postaxial. Indem diese Verschiebung sich noch weiter fortsetzt, kommt der Radius ganz nach aussen, die Ulna nach innen zu liegen. Daher redet Albrecht auch von einer postaxialen Wanderung der Ulna.

Wie ist die Theorie der präaxialen Wanderung des Radius und der postaxialen Wanderung der Ulna zu kritisieren?

Eine Verschiebung besteht thatsächlich, die Knochen haben thatsächlich bei verschiedenen Tieren eine verschiedene Stellung, die ganz unzweifelhaft in ihren Ursachen auf die Funktionen des Gliedes zurückzuführen ist.

Um die Theorie Albrechts leicht zu verstehen, ist es nicht unzweckmässig, an die verschiedene Stellung zu erinnern, die die beiden Knochen des Vorderarms bei der Pronation und Supination einnehmen. Man könnte deshalb kurz sagen: die ursprüngliche Pronations-Stellung der Vorderarmknochen ist allendlich in eine Supinations-Stellung übergegangen. Bei den Menschen und einigen Säugetieren ist nachträglich die Möglichkeit, aus der Supinations-Stellung in eine Pronations-Stellung überzugehen, erst wieder erworben. Ganz genau ist das nicht Albrechts Ansicht, aber ich meine auf diesem Wege seine Anschauung verständlich gemacht zu haben.

Aus diesen Sätzen: der Humerus hat keine Torsion gemacht, und die beiden Knochen des Vorderarms haben ihre Stellung zu einander phylogenetisch gewechselt, muss Albrecht konsequenterweise den Schluss ziehen, dass nun die vordere Schicht der Muskeln des Oberarms der vorderen Muskelschicht des Femur, und die hintere Muskelschicht des Oberarms der hinteren Muskelschicht des Oberschenkels gleich sei, und daran knüpft er den weiteren Vergleich der Muskeln und Nerven der oberen und unteren Extremität.

Über die Art und Weise, wie Albrecht die Knochen des distalen Abschnittes der hinteren Extremitäten in ihrer Stellung zu einander auffasst, spricht er sich nicht direkt aus. Er sagt nicht, dass die Knochen des Unterschenkels in Pronationsstellung sind, allein man muss doch annehmen, dass dies Albrechts Ansicht ist. Er sagt, die Extremitäten seien in erster Linie ursprünglich Geh- und Stützorgane, die hinteren wie die vorderen, Die vordere Extremität bilde sich allmählich aus einem einfachen Geh- und Stützorgan in ein Greiforgan um. Durch den überwiegenden Gebrauch der postaxialen Oberarmmuskeln wurde die Ulna nach rückwärts und einwärts gezogen, und durch den überwiegenden Gebrauch der Supination wurde der Radius nach auswärts gedreht; hierin ist die eigentliche Ursache für die Verschiebung der beiden Vorderarmknochen zu suchen.

Albrecht stellt in seinen Muskel-Vergleichen vor allem den vorderen Muskel des Oberarms (biceps brachii) dem vorderen Muskel des Oberschenkels (quadiceps femoris) gleich u. s. w. — Meiner Ansicht nach hat Albrecht vollkommen Recht, aber gerade diese vollkommen richtige Schlussfolgerung Albrechts hat viel dazu beigetragen, Albrechts Theorie vollkommen zu verwerfen. Albrecht sucht in keiner Weise die veränderte Funktion der Muskeln zu erklären; er redet über die auffallende Verschiedenheit der Gelenkstellung nicht, und damit hat er

ein wichtiges Moment unerledigt gelassen. Hier meine ich einen Schritt weiter gekommen zu sein als Albrecht, indem ich gerade die Gelenkstellung in den Kreis meiner Betrachtung gezogen habe.

Die Kritik hat sich über Albrechts Theorie sehr abfällig geäussert, meiner Ansicht nach vollständig mit Unrecht. Ein Autor bezeichnet die Vergleichung der Muskulatur beider Gliedmassen als „verfehlt“. Ein anderer Autor sagt: „Originell und überraschend erscheinen die von Albrecht empfohlenen Methoden der Gliedmassenvergleichung, finden aber nirgends wirkliche Zustimmung“. Berteaux schreibt (l. c. S. 274): „La théorie d'Albrecht nous paraît peu vraisemblable. Sans vouloir la discuter à fond, nous disons qu'elle admet l'homologie du biceps du bras avec le triceps de la cuisse puisque dans cette théorie l'humerus ne bouge pas, — homologie qui nous parait très-discutable“.

Aus diesen letzten Worten Berteaux' geht der bisherige heute noch geltende Standpunkt der Anatomen und Embryologen sehr klar und deutlich hervor. Die Extensoren des Oberschenkels müssen den Extensoren des Oberarms, die Flexoren müssen den Flexoren gleich sein — das ist ein Glaubenssatz, ein Dogma. Wer dagegen verstösst, ist ketzerisch, darum hatte Albrecht Unrecht. Damit bin ich wieder dahin gelangt, womit ich begonnen habe: ich habe diesen Satz als eine falsche Prämisse bezeichnet, von der aus alle Schlüsse auch falsch sein müssen. Ich bin zu meinem Ausgangspunkte zurückgekehrt.

Verzeichnis der benutzten Litteratur.

Obgleich ich in der Abhandlung selbst bereits viele einzelne Werke der Autoren angeführt habe, so halte ich es nicht für überflüssig, noch einmal alle benutzen Werke hier zusammenzustellen. Ich bemerke ausdrücklich, dass ich weit davon entfernt bin zu glauben, dass diese Zusammenstellung vollständig ist.

1. Albrecht, P., Beitrag zur Torsionstheorie des Humerus und zur morphologischen Stellung der Patella in der Reihe der Wirbeltiere. Med. Doctordiss. Kiel 1876. 4°.

1a. Bardeleben, K., Über Hand- und Fussmuskeln der Säugetiere. Anat. Archiv, V. 1890, Nr. 15. Verh. d. X. intern. med. Kongress zu Berlin pag. 435—440. 1890. — Verh. d. anat. Ges. zu München. Mai 1891.

2. Barclay, The Bones of the human Body represented in a series of engravings. Planche 24 Explication.

3. Berteaux, A., l'humérus et le fémur. Paris et Lille 1891.

4. Bergmann, G., Zur Vergleichung des Unterschenkels mit dem Vorderarm. (Müller, Archiv 1841, pag. 201—209).

4a. Derselbe, Recension von Martins neuer Vergleichung der Brustglieder (Göttingen, Gelehrte Anzeigen 1860, Nr. 208).

5. Blainville, Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle de Déterville. Art. Mammifereas T. XIX, pag. 91 (1818). Ostéographie Primates T. I, pag. 26, 1841.

6. Blandin, T., Nouveaux élemens d'anatomie descriptive. T. I, pag. 202. Paris 1838.

7. Bourgery, Traité complet de l'anatomie de l'homme. T. I, pag. 183. Paris 1832.

7a. Campana, Art. Membres. développement (Dictionn. encyclopaedique des sciences medicales. Paris.)

8. Cuvier, Ch., Leçons d'anatomie comparée, Tome I. Paris, an. VIII.
8 a. Derselbe, Leçons d'anatomie comparée. Tome I. Paris 1835; 2. édition, pag. 341—343. Comparaison des deux Extrémités.
9. Cruveilhier, J., Traité d'anatomie descriptive. 2. édition. Tome I, pag. 336. Paris 1843.
10. Debierre, Ch., Traité élémentaire d'anatomie de l'homme. Tome I, pag. 182 ff. Paris 1890.
11. Dubois-Reymond, René, Stieda's Theorie über die Homologie der Gliedmassen. Vortrag, gehalten in der physiologischen Gesellschaft zu Berlin, 20. März 1896. (Naturwissensch. Rundschau, XI. Jahrgang Nr. 20, pag. 249—251. 16. Mai 1896.)
12. Durand, J. P. (de Gros), La torsion de l'humérus et les origines animales de l'homme (Bulletin de la Société d'anthropologie de Paris 1868, Tome III, deux series. Paris 1868.)
12 a. Derselbe, Les origines animales de l'homme eclairées par la physiologie et l'anatomie comparativs. Paris 1871.
13. Eisler, D. P., Die Homologie der Extremitäten. Morphologische Studien. Halle 1895. 250 S mit 3 Doppeltafeln und 19 Figuren im Text. (Sonderabdruck aus den Abhandlungen der Naturforscher-Gesellschaft zu Halle. Bd XIX.)
13 a. Derselbe, Die Homologie der Extremitäten. Biologisches Centralblatt XVI, 1896.
14. Fick, Ludwig, Hand und Fuss (Müller's Archiv für Anatomie, Jahrgang 1857, pag. 435—458).
15. Fischer, Dr E., Professor in Strassburg. Das Drehungsgesetz bei dem Wachstum der Organismen, pag. 17. Strassburg i. E., Selbstverlag. 1886.
16. Flourens, Nouvelles observations sur la parallèle des extrémités dans l'homme et les quadrupèdes. (Annales des sciences naturelles, II. Serie, T. X, p. 35—41, Zoologie. Paris 1836.)
17. Derselbe, Memoires d'anatomie et de physiologie comparée. T. I, pag. 94.
18. Flower, W. R., An introduction to the osteology of the Mammalia. 2. ed. London 1876.
19. Derselbe, Einleitung in die Osteologie der Säugetiere, nach der dritten, unter Mitwirkung von H. Gadow durchgesehene Original-Ausgabe, pag. 330—341, Kap. XX. Leipzig 1888. Übereinstimmung der Knochen der vorderen und hinteren Extremität.
20. Foltz (Lyon), Homologie des membres pelviens et thoraciques de l'homme. (Journal de la physiologie de l'homme et des animaux, publié par Brown Sequand. Tome IV, pag. 49—81 u. 379—421. Paris 1863.)
21. Gegenbaur, C., Über die Drehung des Humerus. Jenaische Zeitschr. für Medizin und Naturwissenschaft. IV. Bd., pag. 50—64. Leipzig 1868.
22. Derselbe, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Fünfte verb. Auflage, I. Bd., pag. 267. Leipzig, Engelmann.

23. Gerdy, Note sur le parallèle des os. Bulletin universel de Ferussac. Sciences medicales, T. XVI, pag. 369. 1829.

24. Goethe, W., Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie, und Versuch einer allgemeinen Knochenlehre. (Goethe's naturwissensch. Schriften, 8. Bd. Zur Morphologie III. Teil, herausgegeben von K. Bardeleben. Weimar 1893. pag. 1—58, 214—216 u. 217—222). In der Kürschner-Spemann'schen Ausgabe Goethe's naturwiss. Schriften. I. Bd., herausgegeben von R. Steiner, pag. 239—276; 369—377. Berlin u. Stuttgart.

25. Goodsir, John, Edinburgh. On the morphological constitution of Limbs. (Edinburgh, New Philosoph. Journal. New ser. Vol. V, Jan. 1857.)

25a. Derselbe, Anatomical Memoirs of J. Goodsir, edited by W. Turner, Edinburgh. Vol. II. Edinburgh 1868, pag. 198—204.

26. Hatschek, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. Verh. d. anat. Gesellschaft zu Berlin 1889, pag. 82—90. Jena 1889.

37. Hertwig, Dr. O., Professor in Berlin, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 5. Aufl. Jena 1896.

27a. Hochstetter, Über die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmassen. (Morphol. Jahrbücher, XVI. Bd. 1890.)

28. Höfer, Dr. W., Vergleichend-anatomische Studien über die Nerven des Arms und der Hand bei den Affen und dem Menschen. München 1892. (Münchener med. Abhandlungen. 7. Reihe. Arbeiten aus dem anatom. Institut.)

29. Holl, M., Über die Entwickelung der Gliedmassen des Menschen. 50 S. 8°. (Aus den Sitzungsberichten der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. 6, Abth. III, Febr. 1891.)

30. Humphry, A Treatise of the human skeleton. 1858.

30a. Humphry, G. M., On the Myology of the Limbs of Pteropus (Journal of Anatomy and Physiology, Vol. III, pag. 294. 1869.)

31. Derselbe, Comparison of the shoulder bones and muscles with Pelvic bones and muscles. (Journal of Anatomy and Physiology, Vol. X, pag. 69. 1876.)

32. Derselbe, On the comparison of the fore and hind limbs in Vertebrates. (Journal of Anat. and Phys. Vol. X, pag. 659—671. 1876.)

33. Derselbe, Observation on the limbs of vertebrates animals. 1860. Cambridge and London.

34. Derselbe, The human foot and the human hand. Cambridge 1860.

35. Julien, Al., Communication sur l'homologie des membres thoraciques et abdominaux. Congrès international des Sciences anthropologiques 1878. Paris, 1880. p. 252—259. L'humérus n'est pas un fémur retourné.

36. Kennel, J., Lehrbuch der Zoologie. Stuttgart 1893. pag. 468 ff.

37. Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen. 2. Aufl. pag. 487 ff. Leipzig 1879.

38. Derselbe, Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen. 2. Aufl. pag. 224—225. Leipzig 1884.

39. Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie. 3. Auflage. III. Band. Anatomische Varietäten. Hannover 1880. (Homologie der oberen und unteren Extremität, pag. 39 ff.)
40. Lavocat, Discussion sur la parallèle des membres thoraciques et pelviens. Toulouse 1887.
41. Martins, Charles, Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'homme et chez les mammifères, déduite de la torsion de l'humérus. (Memoires de l'académie de Montpellier. Médecine, III. T., pag. 471, 1857 und Annales des sciences naturelles. Zoologie, 4. Serie, Tome VIII. Paris 1857.) Auch in deutscher Übersetzung von Moleschott: Untersuchungen zur Naturlehre der Menschen und Tiere. VI. 1860.
42. Derselbe, Ostéologie comparée des articulations du coude et du genou chez les Mammifères, les Oiseaux et les Reptiles (Mémoires de l'Académie de Montpellier, T. III, pag. 355; Paris 1862; und Annales des sciences naturelles. Zoologie, 4. Serie, T. XVII, pag. 224. Paris 1862.
43. Derselbe, Sur la torsion de l'humérus. (Bulletin de la société d'anthropologie de Paris. Tome IV, deuxième série, pag. 320—325. Paris 1888.
44. Derselbe, Comparaison des Membres. Dictionnaire encyclopaedique des sciences médicales. 2. Série, T. VI, pag. 484. 1873.
45. Meckel, J. C., Professor in Halle, Handbuch der menschlichen Anatomie. II. Bd., pag. 288 und 621. Halle und Berlin 1876.
46. Melzer, Dr. W., Zur Homologie der menschlichen Extremitäten. Eine anthropologische Studie auf vergleichend-anatomischer Grundlage. Mit 3 Tafeln illustriert. (Mitteilungen der anthropologischen Gesellschaft in Wien. Bd. XXIII. N. F. Bd. XIII, pag. 124—136. 1893.)
47. Nuhn, Dr. T., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. I. Teil, 2. Ausg., pag. 413 ff. Heidelberg 1886.
48. Paterson, A. M., Manchester. The morphology of the sacral plexus in Man. (Journal of Anatomy, Vol. XXI, pag. 407—413. 1887.)
49. Derselbe, The Limb plexuses of Mammalia (Journal of Anatomy, Vol. XXI, pag. 611—634. 1887.)
50. Derselbe, Dundee. The Position of the Mammalian limbs regarded in the light of its innervation and developement. (Journal of Anatomy, Vol. XXIII, pag. 283—299. 1889.)
51. Poirier, P., Du développement des membres. Paris 1886.
52. Rauber, A., Lehrbuch der Anatomie. I. Bd., pag. 286 ff. Leipzig 1892.
53. Ruge, Dr. G., Untersuchungen über die Extensoren-Gruppe am Unterschenkel und Fuss der Säugetiere. (Morphologische Jahrbücher, IV. Bd., pag. 592 ff. Leipzig 1878.)
54. Sabatier, A., Comparaison des Ceintures et des Membres antérieurs et postérieurs dans la serie des Vertébrés. Montpellier et Paris 1880.
55. Sappey, C., Traité d'anatomie descriptive. Tome I, pag. 488. Paris 1876. (Parallèle des membres.)
56. Schmid, F., Über die gegenseitige Stellung der Gelenke und der Knochenachsen der vorderen und hinteren Extremitäten bei Wirbeltieren. (Archiv für Anthropologie, Bd. VI, pag. 181. Braunschweig 1873.)

57. Testut L, Professeur à la faculté de Lyon. Traité d'anatomie humaine. Tome I, pag. 318—324 Paris 1889.

58. Tornier, Die Phylogenese des Ellenbogengelenks. Morphol. Jahrbuch, Bd. XII, pag. 407—415. 1886.

59. Derselbe, Phylogenese des Säugetierfusses. Morphol. Jahrb., Bd. XIV, pag. 223. 1888 — Morphol. Jahrb., Bd. XVI, pag. 402. 1889.

60. Derselbe, Die Entstehung der Gelenkformen. Archiv für Entwickelungsgeschichte der Organismen. I. Bd., pag. 124—158. Leipzig 1894.

61. Turenne, Auzias, Sur les analogies des membres superieurs avec les inférieurs. Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris. Tome XXIII, pag. 1148. Le 28. Déc. 1846.

62. Vicq d'Azyr, Memoires sur les rapports qui se trouvent entre les usages et la structure des quatre extrêmités dans l'homme et dans les animaux. (Memoires de l'Académie royale des Sciences, pag. 200. Paris 1778.) Abgedruckt in den Oeuvres recueillies par Moreau de la Sarthe, pag. 315. 1805. — Bericht darüber von Condorcet in der Histoire de l'académie des sciences par l'année 1774, pag. 12.

63. Wiedersheim, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 3 Aufl. Jena 1893

64. Wilder, Burt G., On Morphology and Teleologie, especially on the Limbs of Mammalia. Memoirs read before the Boston Society of Natural History. Vol. I, Part. I, pag. 46—80. Boston 1866.

65. Derselbe, Intermembral Homologies Proceedings of the Boston Society of Natural History. Vol. XIV, pag. 154—188, 309—339, 399—420. 1870—1871. Boston 1872.

66. Wyman, Dr. J., On Symmetry and Homology in Limbs. Proceedings of the Boston Society of Natural History, Vol. XI, pag. 246–278. 1866—68. Boston 1868.

67. Zuckerkandl, Prof. Dr. E., Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Arterien des Vorderarms, I. Teil. (Merkel-Bonnet, Anat. Hefte.) Wiesbaden 1894. II. Teil. Ebend. Wiesbaden 1895.

68. Derselbe, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Arterien des Unterschenkels und der Füsse. Ebend. Wiesbaden 1895.

69. Derselbe, Über die tiefl. Hohlhandäste der Arteria ulnaris. Ebend. Wiesbaden 1896.

Erklärung der Abbildungen.

In den Figuren 1—4 sind die dorsalen Muskeln blau, die ventralen dunkelrot.

Fig. 1. Schema eines Wirbeltieres mit ungegliederten Extremitäten.

Fig. 2. Schema eines Wirbeltieres mit gegliederten und geknickten Extremitäten.

Fig. 3. Schema eines Wirbeltieres. Die Unterschenkel und der Vorderarm sind proniert, die Hand und der Fuss sind dorsalwärts gebogen.

Fig. 4. Schema eines Menschen. Der Unterschenkel und der Vorderarm sind proniert, der Fuss und die Hand sind dorsalwärts gebeugt.

Fig. 5. Schema über die Umbildung der Gelenke.

a) Indifferentes Gelenk.

b) Umbildung zu einem Ginglymus (Ellenbogen-Gelenk).

c) Umbildung zu einem Ginglymus (Kniegelenk).

Fig. 6. Articulatio metacarpophalangea.

a) des Menschen (Kniestellung),

b) der Felis Onca (Ellenbogen-Stellung).

Fig. 7 und 8. Schema über das Verhalten der Arterien des Unterschenkels und des Vorderarmes.

	Fig. 7	Fig. 8.
a =	Art. peronea	Art. interossea anterior
b =	„ Tibialis antica	„ „ posterior
c =	„ „ postica	„ mediana
d =	„ peronea posterior	Rami communicantes
e =	„ „ anterior	
f =	— — —	Art. radialis
g =	— — —	„ ulnaris.

Inhaltsverzeichnis.

ZUR

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

OVARIALTASCHEN

VON

E. ZUCKERKANDL.
WIEN.

Mit 19 Figuren auf Tafel LX/LXV.

Die anatomische Litteratur enthält eine grosse Zahl von kasuistischen Mitteilungen über die den Tieren eigentümlichen Ovarialtaschen. Die Beschreibungen der einzelnen Fälle lassen aber manches zu wünschen übrig, zumal wenn man sich über die Entwickelung dieser eigentümlichen Bildungen zu orientieren sucht. Beweist ja schon der Umstand, dass auch die Anatomie des Menschen eine Ovarialtasche kennt, wie falsch man bisher diesen Gegenstand aufgefasst hat, da doch eine vergleichende Betrachtung sehr bald die Überzeugung aufdrängt, dass beim Menschen ganz andere Verhältnisse als bei den meisten Tieren vorliegen. Aus diesem Grunde scheint es mir angezeigt zu sein, die Resultate meiner eigenen Untersuchungen mitzuteilen.

Eine Arbeit über die Ovarialtaschen hat zunächst die Aufgabe, die verschiedenen Formen dieser peritonealen Bildungen festzustellen und ihre gegenseitigen Beziehungen zu erörtern. Hierauf ist die Frage zu behandeln, wie diese Taschen entstehen, da nur die Entwickelungsgeschichte Aufschluss darüber geben kann, was ursprünglich und was als sekundäres Bildungsprodukt anzusprechen ist. Meine Schrift gliedert sich demnach natürlich:

a) in einen kasuistischen Teil,
b) in einen Abschnitt, welcher in einem Gesamtresumé die verschiedenen Formen aufzählt und ihre gegenseitige Beziehung zu ermitteln sucht und
c) in einen Abschnitt, der die Entwickelungsgeschichte der Ovarialtaschen behandelt.

Was den kasuistischen Teil der Abhandlung betrifft, so nimmt derselbe wohl auf fast alle Ordnungen der Säugetiere Rücksicht, doch fehlt immerhin noch manches. Dies wird sich aber im Laufe der Zeit ergänzen lassen, und ich selbst werde bestrebt sein, solche Ergänzungen zu liefern.

Bevor ich nun zu dem eigentlichen Gegenstand dieser Schrift übergehe, will ich die in der Literatur über die Anatomie der Ovarialtaschen enthaltenen Angaben, soweit mir dieselben zugänglich waren, zusammentragen.

Einer der ersten, der über die Einkapselung des Ovariums bei Tieren berichtet, ist G. R. Treviranus (1), welcher auch die ältere einschlägige Litteratur zusammengestellt hat. Treviranus führt an, dass Albers bei Phoca vitulina den Eierstock in eine „Blase" aufgenommen vorfand, ferner dass Lobstein, der Ähnliches für Phoca monachus beschrieb, die erwähnte Blase mit der Tunica vaginalis propria des Hodens verglichen hat.

Auch von Home und von Stenson liegen nach Treviranus Angaben über Eierkapseln vor, und zwar von ersterem über die Kapsel bei Ornithorhynchus paradoxus, von letzterem über die Ovarialkapsel des Bären. Treviranus selbst beschreibt die Ovarialtasche von Mustela Foina und vom Meerschweinchen. Die Schrift des letztgenannten Autors stammt aus dem Jahre 1824. Aber schon der 4. Band des Meckelschen Archivs aus dem Jahre 1818 enthält eine Abhandlung von Emmert und Burgatzky (2), in welcher sich die Bemerkung findet, dass bei den Fledermäusen die grössere Lippe des Ostium abdominale tubae mit dem Bauchfelle einen offenen Sack bilde, welcher sich wie eine Kappe über den Eierstock legt.

Im Jahre 1826 beschreibt E. H. Weber (3) eine vollkommen geschlossene Ovarialblase bei Lutra, ferner die Ovarialtasche von Mustela putorius; Weber bemerkt dabei, dass Ähnliches für die Hündin schon lange bekannt sei. Bei diesem Tiere finde sich

eine Öffnung an einer Seite des Sackes, welche nach Valisneri während der Brunst und nach der Befruchtung verengert sein soll. Der Beutel des Ovariums selbst soll nach Art des Herzbeutels Wasser enthalten.

C. E. von Baer (4) äussert sich über Ovarialtaschen in folgender Weise: Der Eileiter ist bei ausgewachsenen Säugern immer länger als der Rand des Ligamentum latum. „Deswegen krümmt er sich mit seinem trichterförmigen Ende nach innen und oben zurück. Diese Umbeugung ist schon im Menschen deutlich und hat die Folge, dass an der Umbeugungsstelle die Falte eine beutelförmige Vertiefung hat. In den meisten Tieren ist dieser Beutel sehr viel tiefer. Am Rande des Beutels mündet der Trichter aus, der also vorzüglich nach dem Rücken und nach dem Eierstocke zugekehrt ist. Solche Beutel, die das erste Glied des Daumens aufnehmen können, sieht man z. B. beim Schwein und den Wiederkäuern. Wenn aber der Beutel noch ansehnlicher wird, so muss er notwendig den Eierstock selbst verhüllen. . . . So ist es im Hunde und den gewöhnlichen Raubtieren mit einem Blinddarme. Wenn der Beutel auf diese Weise sackförmig sich zusammengezogen hat, so ist notwendig die Mündung des Trichters gegen die innere Höhlung des Beutels gekehrt und man kann sie äusserlich nicht erkennen. Bei Robben und den Raubtieren ohne Blinddarm ist der Sack so weit geschlossen, dass man nur noch eine ganz kleine Öffnung gewahr wird, durch welche der Sack des Eierstockes mit der Bauchhöhle kommuniziert, wobei also immer noch der Trichter ebenfalls in Kommunikation mit der Bauchhöhle bleibt. In einigen Tieren aber schliesst sich auch diese Öffnung, und nun kommuniziert der Trichter, der immer in der Wand des Sackes bleibt, nur mit seiner inneren Höhlung. . . . Der Trichter umfasst, indem er sich in sich selbst faltet, in der Regel wenigstens den gesamten Eierstock, nicht eine einzelne Kapsel, wie beim Vogel und den Reptilien. . . . In diesen Tieren kann man natürlich das Umfassen nicht sehen,

allein bei anderen ist es schon oft beobachtet, und ich kann nach zahlreichen Erfahrungen versichern, dass das Umfassen länger währt, als man gewöhnlich glaubt, in Schweinen bleibt der Eierstock in der Regel gegen vier Wochen lang umfasst, in Schafen fast eben so lange.“

Allen Thomson (5) bespricht im allgemeinen das Verhalten der Tuba zum Ovarium; er schildert z. B., dass der Eileitertrichter gegen den Eierstock gerichtet ist und denselben, indem die Trichteröffnung sich an die Geschlechtsdrüse anlegt, enge umfasst. Bei manchen Tieren findet man den Eierstock und das Infundibulum in einen Sack eingeschlossen. Eine nahe Beziehung zwischen Trichter und Eierstock kann durch Muskelzüge hergestellt sein, die zwischen beiden Organen ausgespannt dieselben bei ihrer Kontraktion näher aneinander heranzubringen imstande sind.

Stannius (6), der im Jahre 1846 der Ovarialtaschen Erwähnung thut, scheint keine selbständigen Untersuchungen angestellt, sondern bloss auf Grundlage der durch die Litteratur bekannt gewordenen Fälle sich ein Urteil gebildet zu haben.

F. A. Leyh (7) führt die Ovarialkapsel der Fleischfresser an.

H. C. L. Barkow (8) bemerkt, dass bei Phoca annellata das Ovarium von einer grösstenteils geschlossenen Peritonealtasche umgeben sei.

Nach Kehrer (9) befindet sich zwischen der von ihm als Tubenfimbriengekröse bezeichneten Peritonealplatte und dem Fledermausflügel eine Tasche, die nach innen geöffnet, nach aussen geschlossen ist. Beim Menschen deckt der Trichter ziemlich vollkommen das Ovarium, für das Kaninchen giebt es Rouget zu. Bei der Stute ist der Trichter viel zu klein, um das voluminöse Ovarium zu decken. Beim Schwein zeichnet sich der Trichter durch eine sehr bedeutende Flächenentwickelung aus. Der Eierstock ist wie in eine weite Haube eingehüllt.

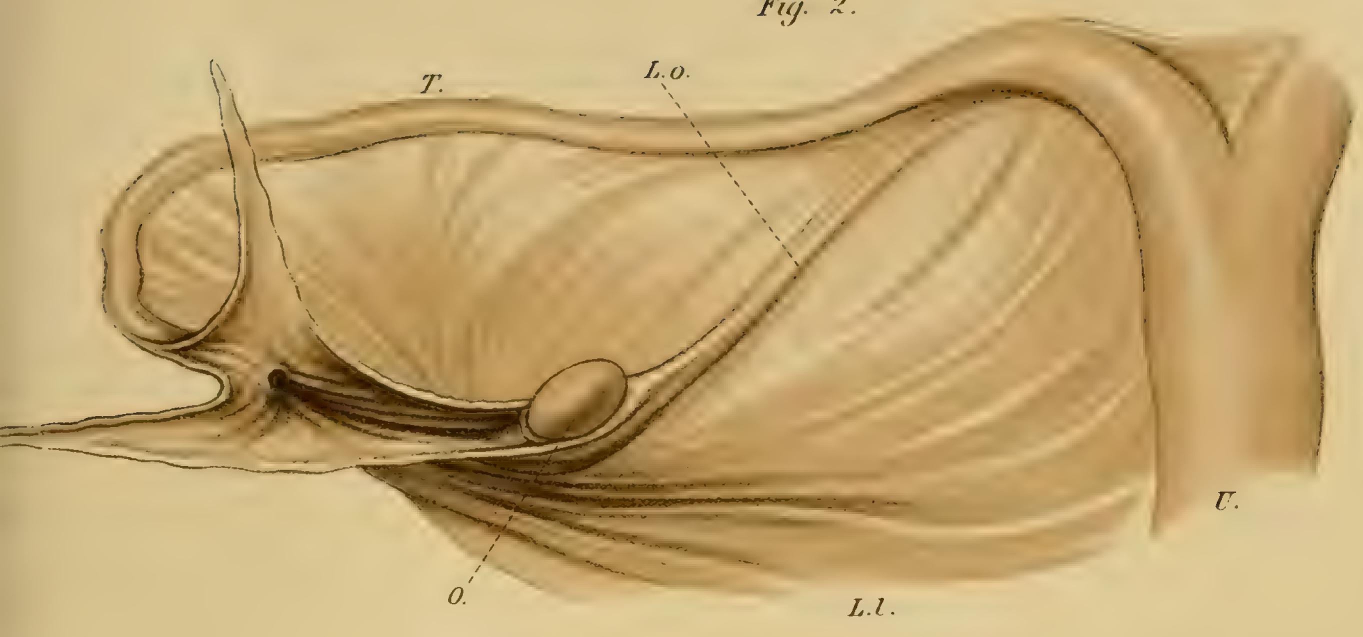
Fig. 1.

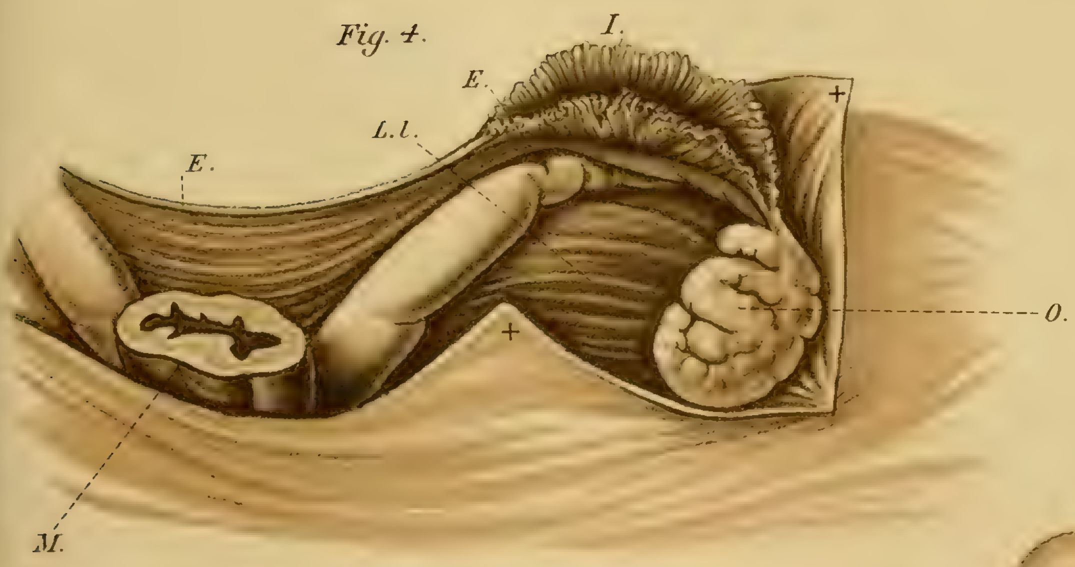


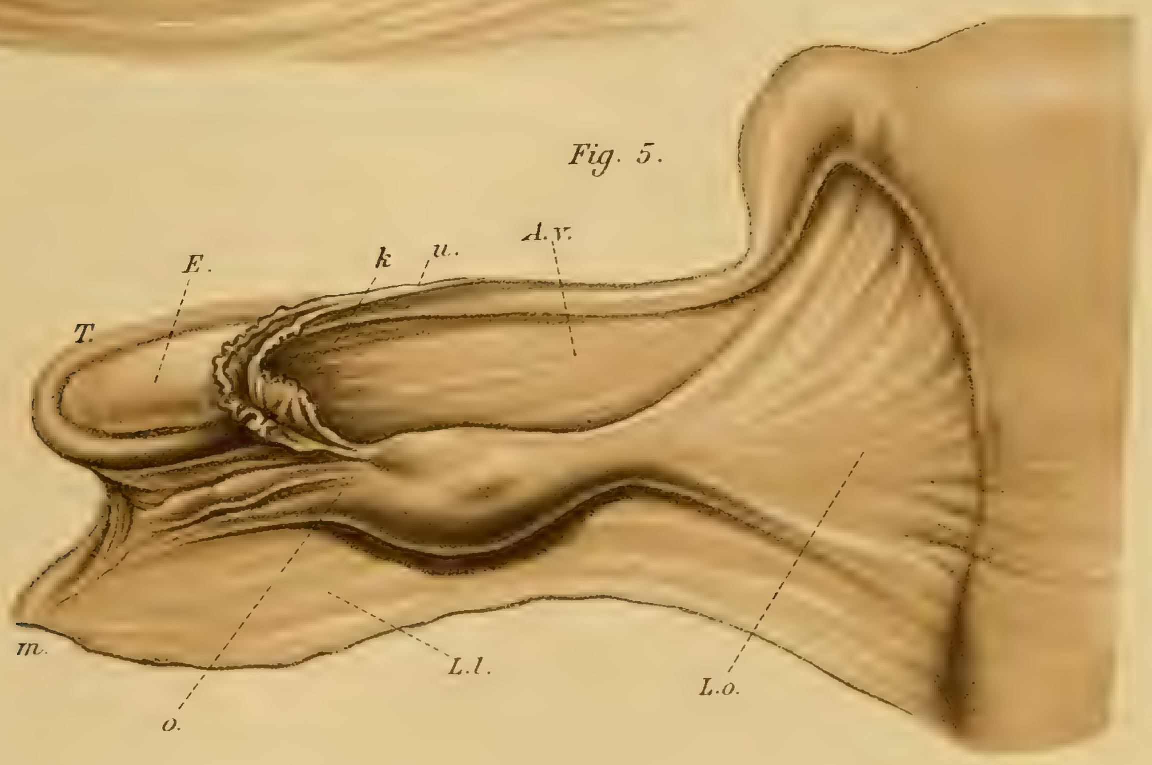
Fig. 3.

M.
P.
P.
O.
L.l.
U.

Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.







Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Bei den Raubtieren findet sich eine vollkommene Ovarialkapsel, die nur nach innen hin von einer spaltförmigen Öffnung durchbrochen wird. „Aber diese Kapsel ist hier nicht durch eine Flächenausdehnung des Trichters entstanden, sondern geht aus einer starken Entwickelung des Tubenfimbriengekröses hervor, dessen ganzer Innenrand von dem Trichter begrenzt wird, der sich vom vorderen zum hinteren Eierstockende bogenförmig ausspannt. Das Ligamentum ovarii ist hier quasi geschrumpft und an die Spitze des Uterus herangerückt. Der freie Rand der Plica fimbrio-uterina ist auf ein Minimum reduziert, und so legt sich eine viel vollkommenere Kapsel über das Ovarium als bei anderen Säugern“.

In einer Schrift von A. Meyerstein (10), welche vorwiegend die Anatomie des Eileiters behandelt, finde ich die Bemerkung, dass beim Schwein eine Tubenfranse von den übrigen sich absondere und mit dem Eierstocke in direkter Verbindung stehe, ferner dass beim Kaninchen das Ovarium in einer Bauchfelltasche liege und beim Maulwurf von der Tuba zur Hälfte umfasst werde. Vom Eileiter des Hundes heisst es, dass derselbe mit dem Ostium abdominale bis dicht an das Uterushorn zurückkehre und daher ringförmig sei.

R. Owen (11), der über ein reichhaltiges Material verfügt, bringt in seinem grossen Werke eine Menge von Bemerkungen, welche sich auf die Anatomie der Ovarialtaschen beziehen. Diese Bemerkungen sind aber vielfach kurz gefasst und nicht immer ganz klar; auch die Abbildungen lassen manches zu wünschen übrig. Er erwähnt die Taschen für: Ornithorhynchus, Macropus, Phascolomys Wombat, Lepus cuniculus, Rhynchocion, Bradypus tridactylus, Balaenoptera, Rhinoceros, Tapir, Bison, Cervus Tarandus, Ursus maritimus, Canis familiaris, Viverra Civetta, den Leopard und für mehrere Halbaffen. Aus den Angaben dieses Autors will ich nur folgendes besonders hervorheben: Beim Wombat wird das Ovarium ähnlich wie beim Känguruh von dem

Infundibulum umschlossen, ist aber ausserdem noch in einer peritonealen Kapsel enthalten. Balaenoptera besitzt einen weiten Ovarialsack und auch bei Rhynchocion ist die Kapsel gross, beim Tapir liegt der Eierstock in einer weit offenen, peritonealen Tasche, beim Ursus maritimus ist, eine kleine Stelle ausgenommen, die Ovarialkapsel komplet. Viverra Civetta führt ähnlich wie das Kaninchen eine seichte Kapsel. Beim Leopard ist die Tasche geräumig. Bei den Halbaffen liegt der Eierstock in einer rudimentären Tasche.

In dem grossen physiologischen Werke von H. Milne Edwards (12) werden die Ovarialtaschen nach den in der Literatur enthaltenen Angaben beschrieben; eigene Erfahrungen über den in Rede stehenden Gegenstand scheint Milne Edwards nicht gesammelt zu haben.

W. Waldeyer (13) spricht in mehreren Schriften von Ovarialtaschen. So viel Waldeyer aus Literaturangaben und eigenen Untersuchungen schöpft, hat der Eierstock des Menschen die freieste Lage. Das Rind nimmt eine Mittelstufe zwischen dem Menschen und den Tieren mit vollständig geschlossener Peritonealtasche ein. „Das Ligamentum latum wölbt sich hier wie das Dach eines halbverdeckten Wagens von oben her über das Ovarium vor; die Tuba verläuft stark geschlängelt in der Wand dieses Zeltdaches . . . und mündet ziemlich in der Mitte seines freien Randes aus. . . . Ähnliche, jedoch nicht so tief ausgebauchte Eierstockzelte finden sich beim Kaninchen und beim Meerschweinchen; auch die Katze kann noch hierfür gerechnet werden. Der Hund hat wieder eine fast vollkommen geschlossene Peritonealkapsel, an der nur ein medianer schmaler Schlitz, dem unmittelbar die Fimbrien anliegen, offen bleibt. Aus dem beim Hunde geschilderten Verhalten lässt sich dieses leicht herleiten, wenn man sich die Zeltöffnung ringförmig verengert, wie mit einer Schnur zugezogen denkt.“

Die Eierstocktasche ist eine sekundäre Bildung.

In einer andern Schrift (14) Waldeyer's lautet eine Stelle: „Die Tube ist nebst einem Teil des breiten Mutterbandes so über das Ovarium herumgeschlagen (es handelt sich um den menschlichen Eierstock), dass das letztere fast völlig verdeckt wird und unter den genannten Teilen wie unter einem Vorhange liegt. Bei weiterer Ausbildung dieser vorhangähnlichen Überlagerung entwickelt sich daraus die fast vollkommen geschlossene Eierstockkapsel mancher Säugetierspecies, z. B. bei Raubtieren."

Endlich erwähnt Waldeyer (15) die Ovarialtasche nochmals anlässlich der Beschreibung eines Falles von ektopischer Schwangerschaft bei einem Mantelpavian. Er sagt: „Bekanntlich liegt beim Pavian das Ovarium in einer halboffenen Bauchfelltasche, und die Tuba verlauft in dem oberen Rande der Taschenöffnung. Es erinnert dies an das von W. A. Freund bei manchen menschlichen Tuben beschriebene Verhalten, in welchem er eine Disposition zur Erwerbung einer Tubenschwangerschaft erblickt. Augenblicklich vermag ich nicht zu sagen, ob das Verhalten bei Cynocephalus hamadryas die Norm ist oder ob hier eine Ausnahme vorliegt".

In einem Bericht von G. v. Hoffmann (16) über die weiblichen Geschlechtswerkzeuge eines Schimpansen finde ich die Bemerkung, dass die geschlängelt verlaufenden Eileiter neben dem Mastdarme nach der Rückseite gewendet liegen, und dass die Eierstöcke von vorne her nicht sichtbar seien, da sie vom Ligamentum latum vollständig bedeckt werden. Über eine Ovarialtasche enthält der Bericht keine Mittheilung.

Über die Ovarialkapsel des Kaninchens enthält W. Krause's bekanntes Werk (17) über die Anatomie des Kaninchens eine Angabe, die ich hier anführen möchte. Nach diesem Autor liegt das Ovarium vor dem Psoas, links unterhalb der Niere. Die Längsachse der Geschlechtsdrüse ist vertikal gestellt. Der 8—10 cm

lange Eileiter verläuft ziemlich stark geschlängelt und geht in eine von Flimmerepithel ausgekleidete Tasche über, in welcher das Ovarium liegt.

F. Müller (18) schreibt in Bezug auf den Eierstock des Pferdes, dass die Blätter des Bauchfelles für die Geschlechtsdrüse eine Tasche bilden, die bei jungen Embryonen fehlt.

A. G. T. Leisering und C. Müller (19) kennen eine Ovarialtasche, welche von dem Ligamentum ovarii und einer Peritonealplatte der Tuba begrenzt wird. Letztere Platte bezeichnen die Autoren als „Eileiterfalte".

Ausführlicher als die bisher angeführten Autoren behandelt A. Robinson (20) die Ovarialtaschen. Dieser Forscher beschreibt vier Formen von Ovarialsäcken:

Form 1 zeigt eine seichte Tasche des breiten Bandes. Der Eierstock liegt an der inneren, das Infundibulum an der äusseren Seite der Tasche. Diese Form findet sich beim Tiger, Schnabeltier, Schwein, Kaninchen, bei der Antilope, Katze, Hyäne u. a.

Form 2. Infolge der Verlängerung der Tuba und des Wachstums des breiten Bundes hat sich ein deutlicher Ovarialsack ausgebildet. Die Öffnung des Sackes ist gross und medialwärts gerichtet. Das Ostium abdominale der Tuba ist an einem Punkte des die Mündung umgebenden Randes fixiert. Vertreter dieser Form sind: Coelogenys paca, Cynocephalus porcarius und der Elefant.

Form 3. Der Eileiter und das breite Band sind ähnlich wie bei Form 2 gebildet, aber die Kante des Ligamentum latum heftet sich an das vordere Eierstockband. Der Eierstock ist infolge von Verkürzung dieses Bandes nahe an den Uterus herangerückt, und die Mündung der Tasche ist kleiner geworden. Diese Form beobachtet man beim Guineaschwein, bei der Hündin und beim Stachelschwein.

Form 4. Der Ovarialsack verhält sich im grossen und ganzen wie bei Form 3, aber der peritoneale Rand der Sackmündung haftet eine Stelle ausgenommen, an der weissen Linie des Eierstockes. An der Stelle, wo die Anheftung ausbleibt, findet sich eine kleine Öffnung. Das Ovarium und der grössere Anteil des Trichters sind in den Sack eingeschlossen. Ligamentum ovarii verkürzt wie in den Fällen der vorigen Gruppe. Diese Form wird u. a. vertreten durch den Waschbären und den Dachs.

Die die einzelnen Beispiele illustrierenden Abbildungen der Schrift sind vortrefflich ausgeführt.

Kooks (21) findet, dass bei Lutra das Peritoneum der Tuba sekundär das Ovarium umwächst.

Nach W. Ellenberger und H. Baum (22) bildet das Bauchfell beim Hund eine tiefe Eierstocktasche, deren Wand sehr fettreich ist. In die Tasche führt eine enge spaltförmige Öffnung. Die Tasche wird von zwei Bauchfellplatten begrenzt, die an den Nieren resp. in deren Nähe, an der Wirbelsäule entspringen, viel Muskulatur enthalten, und zwei kleine Falten, die Plica tubae (Fimbria ovarica) und das Ligamentum ovarii an das Uterushorn entsenden. Die beiden Hauptfalten dürften das laterale und das mediale Eierstock-Nierenband darstellen. Das laterale Band geht vom lateralen Rande des Tascheneineinganges zum lateralen konvexen Bogen der Niere und setzt sich bis an die letzte Rippe fort.

Nach Frank (23) ist beim ausgewachsenen Pferd im Gegensatze zum frisch geborenen Fohlen die Eierstocktasche gut entwickelt. Frank erwähnt noch, dass der Eileiter und das Ovarium des Schafes und der Ziege sich ähnlich wie beim Rind verhalten. Beim Schwein soll der Eierstock ganz in die Eierstocktasche eingehüllt sein.

Turner (24) hat eine peritoneale Ovarialtasche bei Hali-

choerus gryphus gefunden und die Ovarialtasche von Choloepus Hoffmanni abgebildet. Die Tasche dieses Tieres stimmt, wie ich aus der Abbildung entnehme, vollständig mit der von Bradypus (siehe diese Abhandlung, Taf. LXII, Fig. 6) überein.

Endlich führe ich noch einige Bemerkungen W. Nagel's an, die in seinem jüngst erschienenen Werke (25) enthalten sind. Nagel schreibt, dass bei Ornithorhynchus der Eierstock mit einer Kapsel versehen und der Trichter so weit sei, dass der ganze Eierstock hineinschlüpfen könne. Dass dies zuweilen auch in der That geschieht, gehe aus einem Präparat von Macropus major in dem Hunter-Museum in London hervor. Dieses Präparat, welches kurz nach der Kopulation aus dem Tiere herausgenommen wurde, zeigt den Eierstock jederseits innerhalb der Tubenmündung, zum Teil von den beiden Falten dieser Öffnung umschlossen. Bei Pferden (E. asinus und E. caballus), beim Nilpferde, bei der Sau, bei den Carnivoren liegen nach Nagel die Eierstöcke in Peritonealkapseln eingeschlossen, welche mittelst einer verschieden weiten Öffnung mit der Bauchhöhle in Verbindung stehen. Bei den dem Menschen nahestehenden Tieren verschwindet die Umhüllung des Eierstockes immer mehr. Bei Lemur liegen die Eierstöcke in einer Vertiefung des breiten Bandes, welches die Rudimente der Kapsel darstellt, bei Cercopithecus fehlt auch diese Spur der Eierstockumhüllung. „Beim Menschen ist die Kapsel vollkommen verschwunden, nur die eigentümliche Überdeckung durch die Mesosalpinx erinnert vielleicht noch an die Verhältnisse früherer Zeiten.“ —

Die hier gegebene Zusammenstellung dürfte kaum vollständig sein. Einige in dem Litteraturverzeichnisse angeführte Schriften sind in den hiesigen Bibliotheken nicht vorhanden und manche Einzelbeschreibung dürfte mir entgangen sein. Aber auch eine komplete Aufzählung der bisher in der Litteratur niedergelegten Kasuistik würde keinen Nutzen bringen, denn es fehlt nicht sowohl

an Beschreibungen einzelner Fälle, als vielmehr an einer zusammenfassenden Betrachtung des Gegenstandes. —

Um die Lektüre der nun folgenden Einzelbeschreibungen zu erleichtern, ist es notwendig, einige anatomische und terminologische Bemerkungen vorauszuschicken.

Ich unterscheide an der Geschlechtsdrüse eine ventrale (laterale) und eine dorsale (mediale) Fläche, einen Tuben- und einen Uteruspol, ferner einen freien Rand und den Hilusrand.

Tubenpol heisst das dem Eileitertrichter zugewendete Eierstockende, Uteruspol das Gegenende der Geschlechtsdrüse, an welches das Ligamentum ovarii herantritt. Der freie Rand des Eierstockes ist dorsomedial, der Hilusrand ventrolateral eingestellt; letzterer haftet entweder direkt am Ligamentum latum, oder er sitzt am Rande einer von diesem Bande abzweigenden Leiste, dem Mesovarium, welches zuweilen durch besondere Breite ausgezeichnet ist.

Mit dem Uterus hängt der Eierstock durch den als Ligamentum ovarii bezeichneten Strang zusammen. Diesem Bande angeschlossen zweigt gewöhnlich vom Uterus ein Muskelband ab, welches zumeist die dorsale Fläche des Hilus ovarii passierend nach aussen und oben zieht, um in das kraniale Ende des breiten Gebärmutterbandes einzustrahlen. Dieses zwischen dem Eierstocke und dem Zwerchfell ausgespannte, kraniale Endstück des Ligamentum latum, welches im Aufsteigen die Seitenfläche der Niere flankiert, wurde vorderes Eierstockband benannt, eine Bezeichnung, die nicht ganz richtig ist; da dies Ligament ursprünglich als Zwerchfellband der Urniere fungierend, nicht direkt mit dem Ovarium in Zusammenhang ist.

Der Eileiter liegt bei der Frau am freien oberen Rande der Ala vespertilionis. Als Mesosalpinx bezeichnen einzelne Gynäkologen jenen Anteil des breiten Bandes, welcher der

Ampulle des Oviduktes entspricht. Ich kann nicht einsehen, welchen Wert es haben soll, einen umschriebenen Anteil des Fledermausflügels mit einem besonderen Namen zu belegen und bin deshalb der Meinung, dass man als Mesosalpinx die ganze Ala vespertilionis bezeichnen sollte.

Der Eileiter wendet sich nach seiner Abzweigung vom Uterus zunächst lateralwärts, um, wie dies schon A. v. Haller richtig angegeben hat, jenseits von dem Tubenpole des Eierstockes dorsalwärts abzubiegen. Die Tuba bildet demnach eine Schlinge (Tubenschlinge) mit längerem ventralen und kürzeren dorsalen Schenkel. Beim Menschen umgreift die Schlinge das Ovarium derart, dass der ventrale Schenkel vor, der dorsale Schenkel hinter den Eierstock zu liegen kommt.

Gleich der Tuba ist selbstverständlich auch die Ala vespertilionis schlingenförmig gebogen, so dass man an derselben ebenfalls einen längeren ventralen und einen kürzeren dorsalen Schenkel zu unterscheiden hat. Tuba und Fledermausflügel hüllen den Eierstock ziemlich vollständig ein, eine anatomische Thatsache, die auch durch die pathologische Anatomie nachgewiesen wird, da man häufig die Uterusadnexe in der oben angegebenen Weise fixiert findet.

Bei den Thieren zeigt die Tubenschlinge zumeist ein anderes Verhalten. Zunächst umgreift sie nicht die dorsale Fläche des Eierstockes, sondern lagert, der Anfangspunkt ausgenommen, oberhalb des genannten Organs; ferner besteht der Unterschied, dass sich die Schlinge nicht geradlinig ausgleichen lässt und die Länge des hinteren Schlingenschenkels der des vorderen gleich sein kann. Ähnliches gilt dann auch für den Fledermausflügel.

Die Fixation der Tubenschlinge besorgt eine dem Menschen fehlende peritoneale Platte, welche dem oberen Tubenrande aufsitzt, die Schlingenlichtung ausfüllt und ihren freien Rand

dorsomedial einstellt. Ich werde diese noch wenig gekannte peritoneale Bildung als „oberes Tubengekröse" beziehungsweise wie Leisering und Müller als „Eileiterfalte" bezeichnen. Kehrer, der diese Platte gerade nicht treffend beschreibt, nennt sie „Tubenfimbriengekröse" (Plica fimbrio-uterina). Andere kennen die Eileiterfalte überhaupt nicht oder fassen sie mit dem Ligamentum latum in eine Bildung zusammen. Selbst Robinson, der an zwei Abbildungen das obere Tubengekröse sehr schön darstellt, begnügt sich damit, es einfach als Wandbestandteil der Ovarialtasche zu bezeichnen.

Um es verständlich zu machen, wieso die Eileiterfalte imstande ist, die Tubenschlinge zu fixieren, erwähne ich, dass der freie Rand dieser peritonealen Platte sich zur Tubenschlinge etwa so verhält wie die Sehne zum Bogen.

Das obere Tubengekröse formiert bei halbwegs guter Ausbildung mit der Ala vespertilionis eine peritoneale Tasche (siehe z. B. Fig. 16), in deren Wand der Eileiter verläuft, während in der Lichtung der Tasche gewöhnlich ein Teil des Ovariums oder dieses Organ als Ganzes steckt.

Endlich ist noch die topische Beziehung des Tubentrichters zu seinen beiden Gekrösen zu besprechen. Der dorsale Tubenschenkel erweitert sich an seinem freien Ende bekanntlich zum Trichter. Für die vergleichende Betrachtung ist es nun angezeigt, an demselben zwei Hälften, eine ovariale und eine uterine, zu unterscheiden. Die Grenzlinie beider Hälften hat man sich quer durch das Ostium abdominale tubae gezogen zu denken. Jede Trichterhälfte läuft in eine Ecke aus, an welcher beide Trichterwände aneinander stossen. Diese Ecken werde ich nach ihrer Lage als ovariale und uterine Trichterecke bezeichnen. Bei der Frau, welche nur ein Tubengekröse (das untere) besitzt, folgt die ovariale Trichterhälfte (samt der Fimbria ovarica) dem lateralen Rande der Ala vespertilionis, während die kurze

uterine Trichterhälfte frei ist. Beim Vorhandensein eines oberen Tubengekröses ist auch die uterine Hälfte des Infundibulum fixiert und zwar dadurch dass sie dem freien Rande des eben genannten Gekröses folgend, sich mehr oder minder weit gegen die Gebärmutter erstreckt.

Kasuistischer Teil.

Monotremen.

Echidna aculeata.

(Taf. LX, Fig. 1.)

Ovarium. Der ein traubiges Aussehen darbietende Eierstock haftet samt seinem Bande an dem freien Rande eines sehr breiten, tief unten vom Ligamentum latum abzweigenden Mesovariums.

Tuba. Der Eileiter ist dick und setzt nicht scharf gegen den Uterus ab, sondern geht allmählich in denselben über. Die Tuba ist überdies in eine Menge von dicht aneinander herangeschobenen Windungen gelegt, die stellenweise, namentlich am Anfangsstücke des Rohres, direkt aneinander stossen. Eine Eileiterschlinge ist vorhanden; dieselbe wird durch ein ziemlich breites oberes Tubengekröse fixiert. Das Infundibulum tubae ist weit; seine ovariale Ecke inseriert entweder direkt an dem Tubenpole des Eierstockes, oder es schiebt sich zwischen beide ein strangförmiges Ligamentum infundibulo-pelvicum ein. Beide Trichterwände zeichnen sich durch besondere Breite aus. Das Ostium abdominale tubae ist auffallend gross. Die uterine Hälfte des Infundibulums haftet am freien Rande des oberen Tubengekröses und reicht bis nahe an den Uterus heran.

Der ventrale Schenkel der Ala vespertilionis ist infolge des geschlängelten Verlaufes des Eileiters gekrösartig gefaltet. Am Anfangsstücke der Tuba, da wo auch der Fledermausflügel am stärksten gefaltet ist, zeigt das obere Tubengekröse eine wie narbig aussehende Einziehung, an welche das über dieselbe hinwegziehende Ligamentum ovarii angewachsen ist.

Ovarialtasche. Es findet sich eine äusserst geräumige peritoneale Tasche; dieselbe überschreitet weit den Umfang der Geschlechtsdrüse und buchtet sich auch lateral vom Eierstocke entsprechend dem Scheitel der Tubenschlinge ein wenig aus. An dem Aufbau der Tasche sind beteiligt: die beiden Eileitergekröse, das Infundibulum und das breite Mesovarium. Die dorsokranial gerichtete Mündung der Tasche ist auffallend lang und wird gebildet: kaudal vom Ovarium und vom Ligamentum ovarii, kranial von dem Trichter, und nach innen von diesem von dem oberen Tubengekröse.

In der Ovarialtasche findet man den Eierstock und die ventrale Wand des Tubentrichters. Der Eierstock lässt sich aus der Tasche leicht entbinden, da, wie schon bemerkt, die Taschenmündung einen langen Schlitz darstellt.

Fettlappen der Ovarialtasche. Die zarte Taschenwand enthält eine äusserst dicke Schichte von Fett, so dass die Tasche gleich einer starrwandigen Kapsel den Eierstock umfasst. Diese Kapsel war in zwei anderen Fällen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, wegen Fettschwundes kollabiert.

Ornithorhynchus paradoxus.

Das mir zu Gebote stehende Exemplar ist nicht gut erhalten und überdies verletzt. Das innere Geschlechtswerkzeug ist, wie dies als typisch angegeben wird, nur auf der linken Seite entwickelt.

Das Ovarium bietet ein traubiges Aussehen dar und hängt an einem langen Bande.

Der in enge Windungen gelegte Eileiter bildet eine flache, durch ein schmales oberes Gekröse fixierte Schlinge. Der Trichter ist verletzt, so dass ich über seine anatomischen Details nichts aussagen kann.

Zwischen den beiden Tubengekrösen ist eine seichte Nische etabliert; ihre seichte Beschaffenheit rührt davon her, dass das obere Gekröse schmal und die Schlinge flach ist.

Marsupialier.

Phalangista Cookii.

Ovarium. Der Eierstock hängt an dem lateralen Ende der Ala vespertilionis frei herab und führt ein kurzes Ligament.

Tuba. Der vielfach geschlängelte Eileiter bildet eine durch das obere Tubengekröse fixierte Schlinge. Das eben genannte Gekröse setzt sich eine Strecke weit auch auf den Uterus fort.

Durch den geschlängelten Verlauf des langen Eileiters erscheint die Ala vespertilionis vielfach gefaltet und gebuchtet. Der Tubentrichter weitet sich stark aus und ist an seiner Schleimhautseite mit zahlreichen Fransen besetzt. Abnormerweise inseriert das ovariale Trichterende nicht an dem Tubenpole, sondern an dem Uteruspole des Eierstockes, wo es an dem Ligamentum ovarii fixiert ist.

Ovarialtasche. Es findet sich eine von den Tubengekrösen begrenzte peritoneale Nische, in welcher aber schon wegen der abnormen Insertion des ovarialen Trichterendes der Eierstock nicht enthalten ist.

Halmaturus Lessoni.

Ovarium. Der Eierstock ist, den Hilus ausgenommen, allseitig frei und haftet an einem gut entwickelten Ligament. Die Oberfläche der Drüse zeigt eine granulierte Beschaffenheit.

Tuba. Der Eileiter verläuft in leichter Schlängelung und geht an seinem lateralen Ende in einen mächtig entwickelten, stark ausgeweiteten und mit zahlreichen Leisten und Fransen versehenen Trichter über.

Das obere Tubengekröse ist so schmal, dass die Eileiterschlinge nicht fixiert ist, sondern sich im Gegenteile leicht ausgleichen lässt. Zwischen den Tubengekrösen ist eine peritoneale Tasche vorhanden, welche jedoch keine nähere Beziehung zum Eierstock zeigt. Dafür ist zwischen Eierstock und Infundibulum eine nähere Beziehung als sonst hergestellt; die ovariale Trichterecke umgreift nämlich kragenartig die Geschlechtsdrüse. Indem sich die ovariale Trichterecke an den Eierstock herandrängt, wird sie in drei Abschnitte geteilt, in einen mittleren der dem Uteruspole des Ovariums breit anliegt und zwei seitliche Anteile, von welchen der eine der ventralen, der andere der dorsalen Seite des Hilusrandes folgend und an denselben festgewachsen, sich bis an den Uteruspol der Geschlechtsdrüse nach innen erstreckt. So verhält es sich in meinem Falle nur rechterseits, während linkerseits der Uteruspol des Eierstockes freiliegt.

Da, wo die hintere Wand des Trichters sich an den Hilus ovarii anheftet, ist die Ala vespertilionis vielfach gefaltet und mit Buchtungen versehen.

Ovarialtasche. Es findet sich, wie schon bemerkt, zwischen den beiden Tubengekrösen eine Bauchfelltasche, die jedoch nicht zur Aufnahme des Eierstockes dient. Zwischen Tasche und Ovarium ist vielmehr die ventrale Wand des Infundibulums eingeschoben. Die eigentümliche Relation des Eierstockes zum Trichter verhindert die Einbeziehung des Ovariums in die peritoneale Nische, dafür wird es vollständig von der Infundibulumschleimhaut bedeckt.

Halmaturus giganteus.

(Taf. LXI, Fig. 2.)

Die inneren Genitalien sind ganz ähnlich wie bei Halmaturus Lessoni gebildet.

Ovarium. Das kleine glattwandige Ovarium ist weit vom Uterus entfernt und hängt aus diesem Grunde an einem langen Ligament. Ein vorderes Eierstockband ist in Form einer breiten Falte vorhanden.

Tuba. Der Eileiter formiert eine nicht stark gebogene Schlinge und übertrifft an Länge den Uterus. Das obere Tubengekröse ist schmal, demnach die Eileiterschlinge nicht genügend fixiert.

Das laterale Ende des Eileiters läuft in einen enorm entfalteten Trichter aus. Sein ovariales Ende umgreift, von aussen her an den Eierstock herantretend, den Hilus ovarii in der für H. Lessoni beschriebenen Art. Die beiden den Hilus ovarii umgreifenden Infundibulumszipfel reichen bis an den Uteruspol der Geschlechtsdrüse heran und inserieren am Ligamentum ovarii. Die uterine Hälfte des Infundibulums zieht sich am freien Rande des oberen Tubengekröses medianwärts, die ovariale Hälfte haftet an der Ala vespertilionis.

Ovarialtasche. Der Eierstock wird vollständig vom Trichter umgeben, aus welchem er sich jedoch leicht hervorholen lässt. Eine Ovarialtasche ist demnach überflüssig. Nichtsdestoweniger bilden die beiden Tubengekröse eine ziemlich geräumige Tasche.

Phascolomys Wombat.

(Taf. LXI, Fig. 3 und 4).

Ich habe zwei Exemplare untersucht, von welchen das eine sehr gut, das andere schlecht erhalten ist. An dem gut konservierten Präparate zeigt sich folgendes:

Uterus. Zwischen den medialen Rändern der beiden Uteri ist eine grosse, dreieckige peritoneale Platte ausgespannt, welche

bedeutend niedriger werdend sich jederseits als oberes Tubengekröse auf den Eileiter fortsetzt. Das Ligamentum latum zeichnet sich durch Breite aus und geht seitlich in die Bauchfellbekleidung der hinteren Rumpfwand über (Fig. 3).

Ovarium. Der mit Kerben versehene Eierstock erscheint ganz nahe an den Uterus herangerückt und ist an der ventralen wie an der dorsalen Seite frei.

Tuba. Der Eileiter, welcher dünn und kurz ist, setzt scharf gegen den Uterus ab und biegt ziemlich brüsk gegen den Uteruspol des Eierstockes um, wo er sich anheftet. Am oberen Rande des Eileiters findet sich als Fortsetzung der zwischen den Uteris ausgespannten Bauchfellplatte das obere Tubengekröse (Fig. 4). Das Infundibulum ist durch besondere Länge und durch den grossen Reichtum an Fransen ausgezeichnet (Fig. 3 u. 4).

Das uterine Ende des Trichters haftet am freien Rande des oberen Tubengekröses, das ovariale Ende am Uteruspol des Ovariums (Fig. 4). Das Ostium abdominale tubae liegt ungefähr im Centrum des Trichters.

Tuboovarialtasche. Es ist eine das Ovarium und den Trichter aufnehmende Tasche vorhanden, die ein eigentümliches Verhalten zeigt. Das laterale Ende des Uterus ist nämlich nicht wie sonst allseitig frei, sondern an die hintere Bauchwand angelötet. Durch diese Verlötung werden seitliche Anteile des Bauch- und Beckenraumes in Form von Nischen von dem grossen Bauchfellsacke abgeschnürt, welche median gegen die Excavatio uterorectalis geöffnet sind (Fig. 3). Bei Betrachtung des inneren Genitale sieht man bloss die Uteri, nicht aber auch die Ovarien und die Eileiter. Hebt man jedoch den Uterus samt seinem Ligamentum von der hinteren Rumpfwand ab, so klafft zwischen beiden ein Spalt, welcher in die seitliche Nische hineinführt. Die Nische wird begrenzt: vorne von dem Ligamentum latum, hinten

vom Peritoneum parietale. In der Nische stecken: lateral der Eierstock und medial die Tuba mit ihrem oberen Gekröse. Das ovariale Ende des Infundibulum inseriert am Uteruspole des Ovariums. Es muss im ersten Momente auffallend erscheinen, dass eine einfache Anlötung des Uterus die versteckte Lage der Adnexe bedingt. Die Verwachsungsstelle des Uterus liegt aber höher als der Ursprung der Tuba, es ist demnach förmlich der Uterus über die Tuba und den Eierstock kranialwärts verschoben; daher kommt es auch, dass sowohl der Eileiter als auch sein oberes Gekröse wie um ihre Achsen dorso-kaudalwärts gedreht erscheinen.

Die Untersuchung des zweiten, nicht gut konservierten Präparates zeigt hinsichtlich der wesentlichen Punkte (Taschenbildung, Lage der Uterusadnexe) Übereinstimmung mit dem eben beschriebenen Falle. In den Details aber bestehen einige Verschiedenheiten, die hervorgehoben zu werden verdienen.

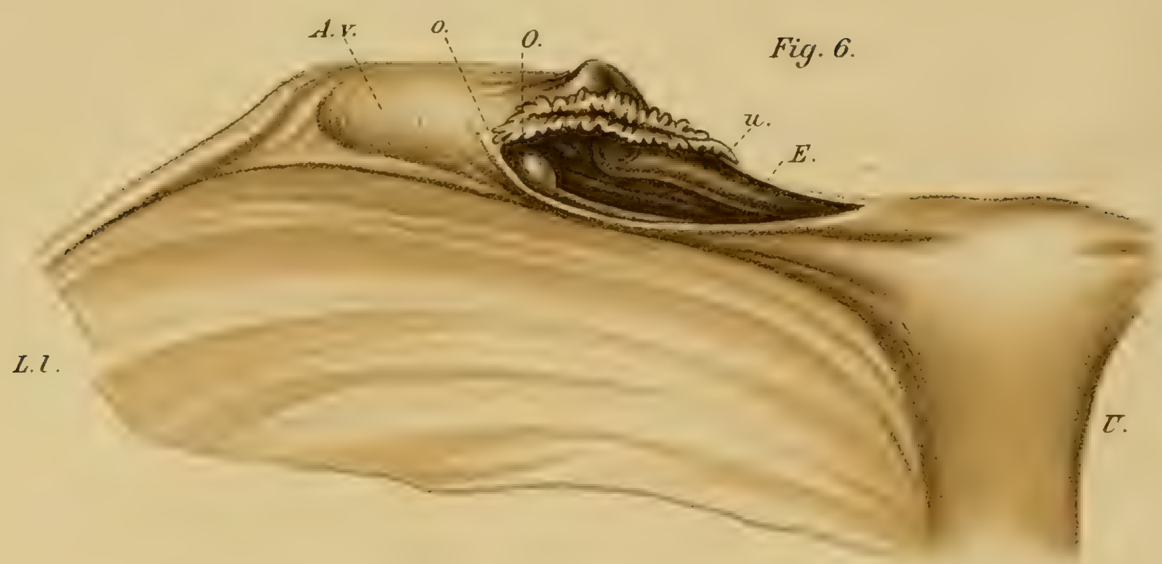
Die zwischen den Uteri ausgespannte Peritonealplatte, welche sich seitlich in die oberen Tubengekröse fortsetzt, ist sehr schmal. Am Ovarium ist nur die dorsale Fläche frei, während die ventrale Fläche an das Ligamentum latum gelötet erscheint. Das Ovarium lagert im Gegensatze zum ersten Falle weit entfernt vom Uterus; aus diesem Grunde weist das Ligamentum ovarii eine beträchtliche Länge auf. Im übrigen herrscht vollständige Übereinstimmung zwischen den beiden Fällen.

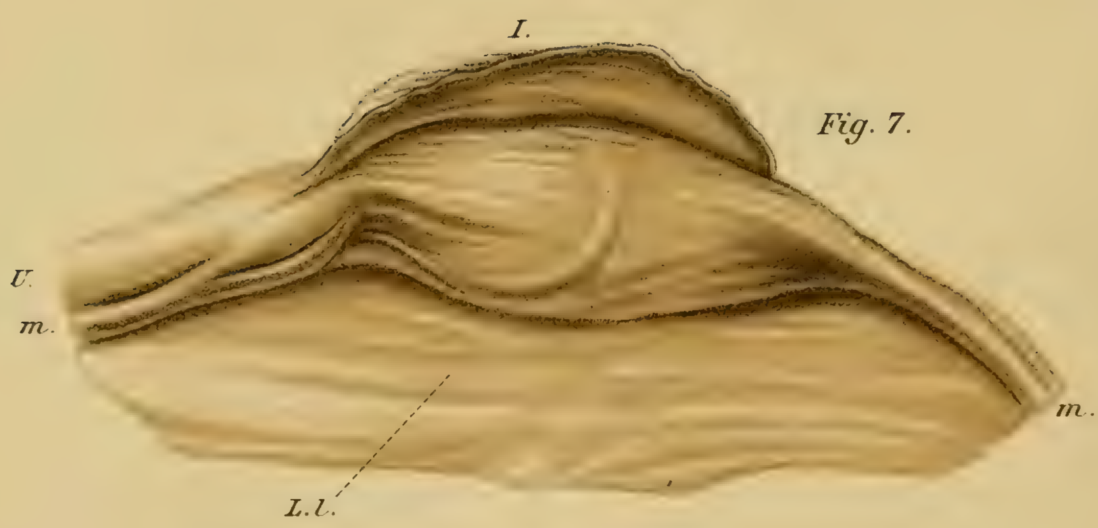
Resumé. Jede von den drei untersuchten Species zeigt eine charakteristische Form.

Bei Phalangista ist eine peritoneale Tasche vorhanden, die jedoch keine Beziehung zum Eierstock zeigt.

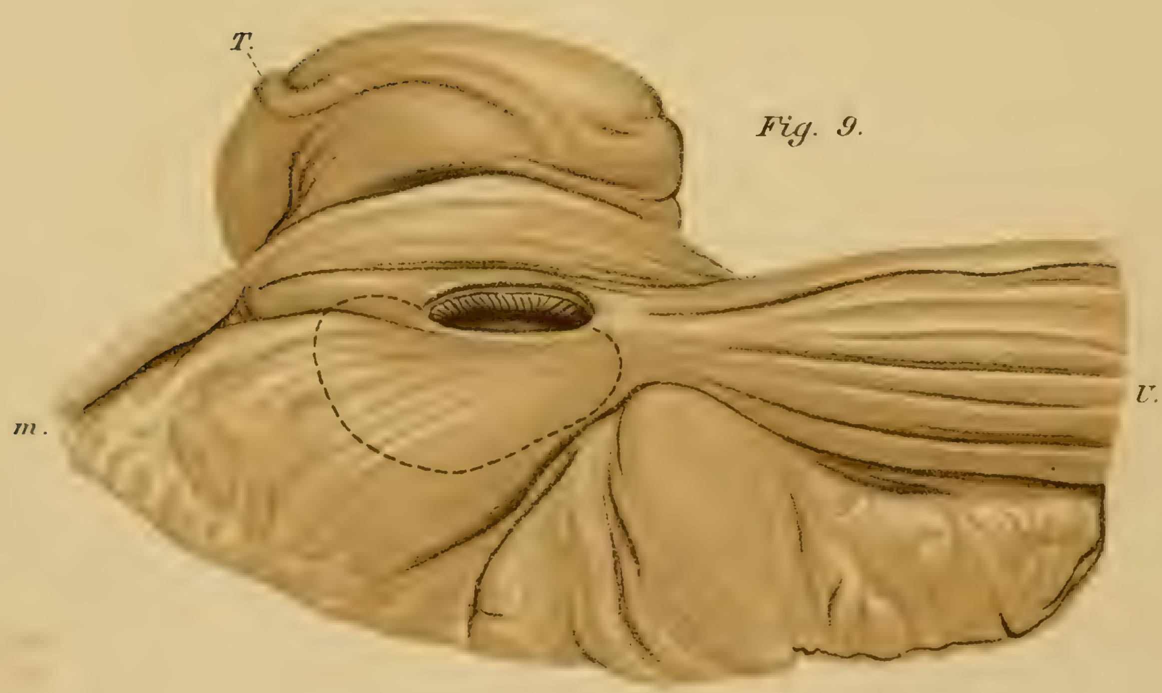
Bei den Halmaturusarten deckt das enorm weite Infundibulum den Eierstock.

Ganz exceptionell ist die Ovarialtasche beim Wombat gestaltet, wo seitliche Anteile des Bauchfellsackes infolge Ver-





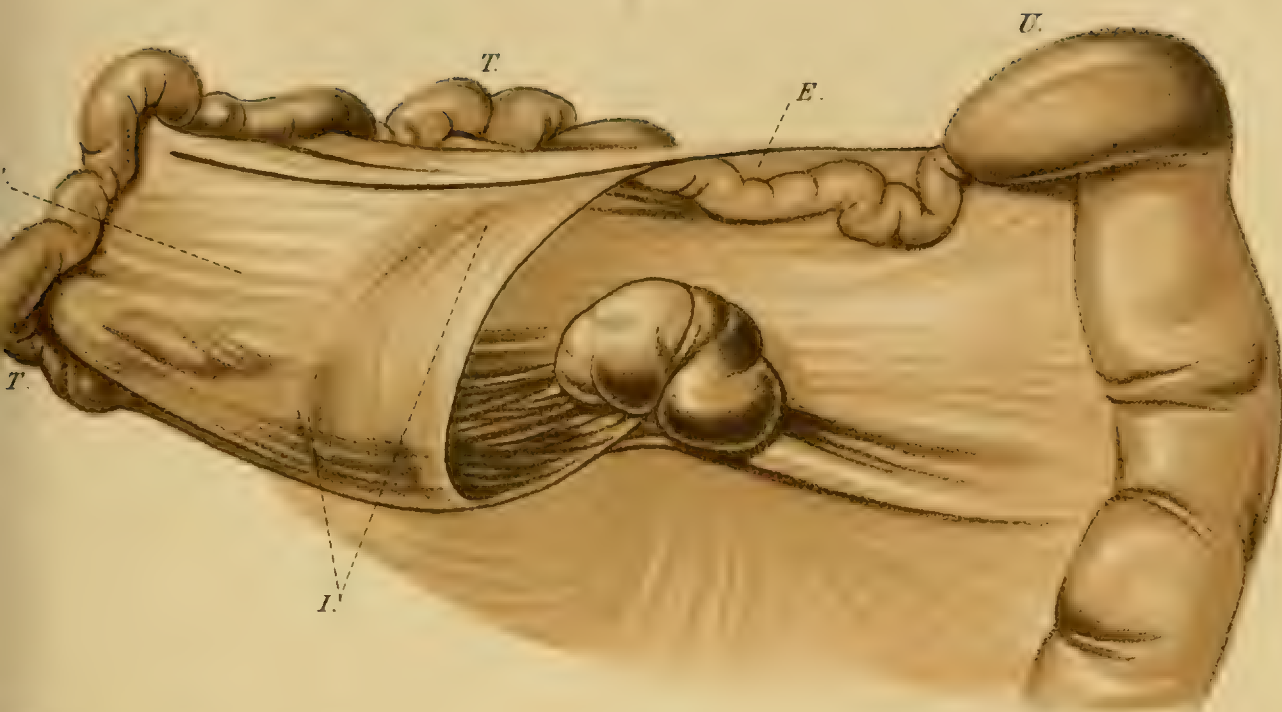






Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.

Fig. 12.



g. 8.

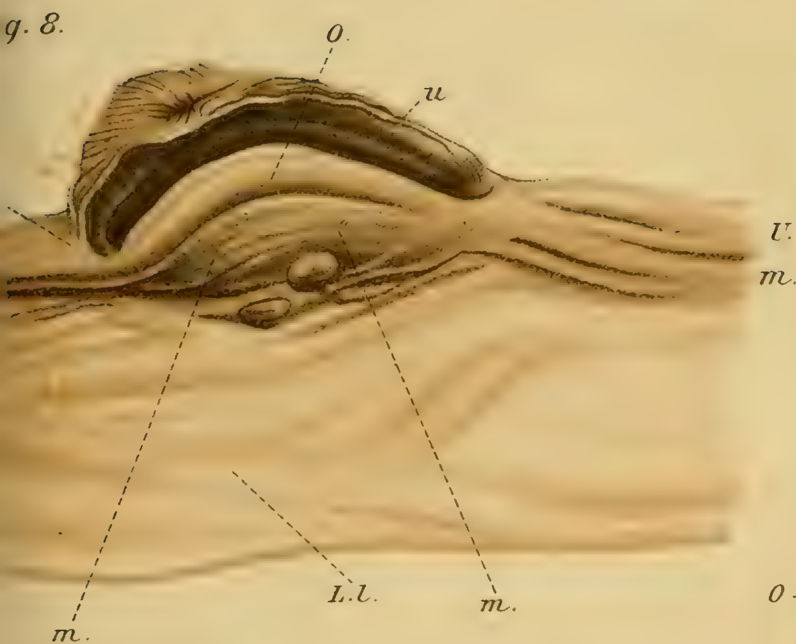
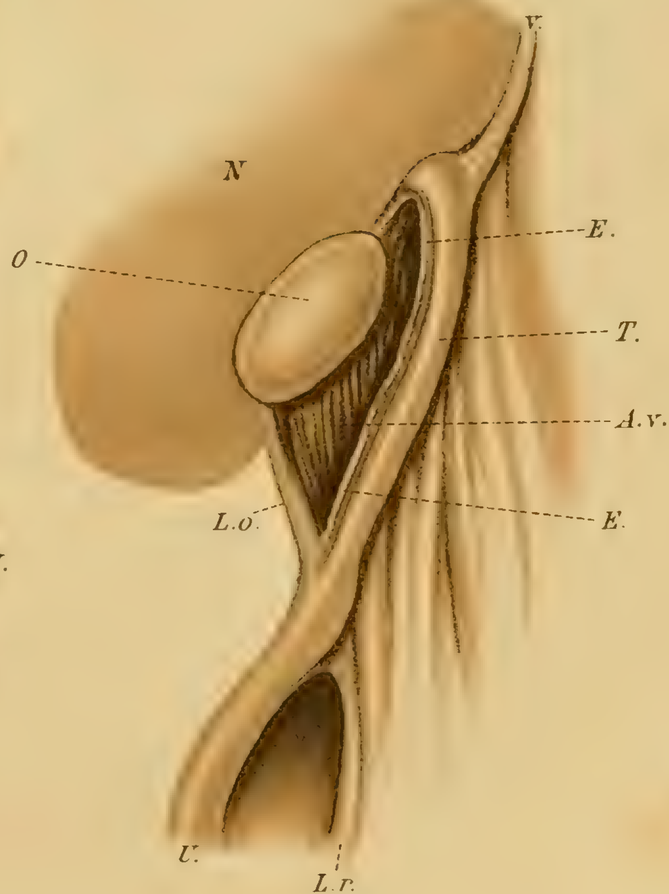




Fig. 17.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

wachsung des Uterus mit der hinteren Rumpfwand isoliert werden; in diesen stecken die Eileiterenden samt den oberen Tubengekrösen und die Ovarien.

Das Ovarialende der Tuba inseriert bei Phalangista und beim Wombat am medialen Ovarialpol.

Edentaten.

Dasypus (Species?).

(Taf. LXI, Fig. 5.)

Uterus. Der Uterus ist ähnlich wie beim Menschen geformt, er läuft aber jederseits in ein kurzes, kaudalwärts abgebogenes Horn aus.

Ovarium. Der Eierstock ist klein und hängt an einem starken, fächerförmig gegen den Uterus ausstrahlenden Bande.

Tuba. Der Eileiter ist lang, sein Isthmus mehr gerade gestreckt, die Ampulle dagegen geschlängelt. Die laterale Portion des Eileiters biegt dorsalwärts ab. Die Lichtung der also gebildeten Tubenschlinge wird von einem gut entfalteten oberen Tubengekröse ausgefüllt, welches erst in einiger Entfernung vom Uterus an der Tuba beginnt.

Von dem reich mit Fransen besetzten Trichter inseriert die Ecke der ovarialen Hälfte am Tubenpole des Eierstockes; die uterine Hälfte folgt entsprechend ihrer Länge eine kurze Strecke weit dem freien Rande des oberen Tubengekröses.

Ovarialtasche. Durch die Umbiegung des Eileiters kommt auch ein Stück des Fledermausflügels nach hinten zu liegen. Man unterscheidet nun an dieser Platte eine ventrale, grössere und eine dorsale, kleinere Hälfte; zwischen beiden etabliert sich eine kranial vom oberen Tubengekröse abgeschlossene Tasche die dorso-medialwärts weit geöffnet ist. Die Tasche liegt lateralwärts von dem Ovarium und ist grösstenteils leer, da nur der uterine Ovarialpol in der peritonealen Nische steckt.

Bradypus (Species?).

(Taf. LXII, Fig. 6.)

Uterus. Der Fundus ist leicht gekerbt, die Uterushörner sind kurz.

Ovarium. Der Eierstock ist lang, schmal und glatt, seine Fixationsapparate sind stark muskulös. Es strahlt nämlich vom Uterus ein breites Muskelband in das Ligamentum latum ein, dessen mediale Portion als Ligamentum ovarii proprium zum Uteruspole der Geschlechtsdrüse zieht, während die laterale Portion die hintere Seite des Eierstockes passierend und mit ihr verwachsen in das vordere Eierstockband sich bettet. Die Verwachsung zwischen Ovarium und der lateralen Muskelportion bringt es mit sich, dass bloss die ventrale Seite und der freie Rand des Ovariums eine Keimplatte tragen.

Tuba. Der Eileiter ist kurz und geschlängelt. Sein laterales Ende biegt dorsalwärts ab und geht in einen Trichter über, dessen Wände sehr schmal sind. Der dorsale Tubenschenkel ist relativ lang und reicht über den Uterinpol des Eierstockes medianwärts. Die Lichtung der Tubenschlinge wird von einem breiten oberen Tubengekröse eingenommen, an dessen freiem Rande die uterine Hälfte des Infundibulums sich weit gegen die Gebärmutter erstreckt. Die ovariale Hälfte des letzteren haftet am Rande der Ala vespertilionis.

Ovarialtasche. Die peritoneale Ovarialtasche ist durch Tiefe ausgezeichnet; in derselben steckt permanent fixiert der Eierstock. Die Tasche kommt auf die Weise zustande, dass der dorsale Schenkel des Fledermausflügels, an dessen freiem Rande die ovariale Hälfte des Trichters befestigt ist, fast vollständig die Geschlechtsdrüse von hinten umgreift und medial von dem Uteruspole des Eierstockes am Ligamentum ovarii inseriert. Hierdurch wird die ovariale Hälfte des Trichters gleichfalls bis an den Uteruspol des Eierstockes verschoben.

Die Ovarialtasche wird vorne, hinten und aussen von den beiden Schenkeln der Ala vespertilionis, oben von dieser und von dem oberen Tubengekröse gebildet. Medial vom Ovarium setzt sich die Tasche in Form einer Bucht bis gegen den Uterus fort. Diese Bucht wird ventral von dem oberen Tubengekröse dorsal vom Ligamentum ovarii begrenzt.

Die Mündung der Tasche bildet einen langen Spalt. Die Grenzränder derselben werden kranial vom Tubentrichter und vom oberen Tubengekröse, dorsal vom Ligamentum ovarii dargestellt.

Muskulatur des Ligamentum latum. Diese Muskulatur ist kräftig entfaltet und setzt sich bis in das vordere Eierstockband hinein fort.

Resumé. Es lassen sich zwei Formen von Bauchfelltaschen im Bereiche des Eierstockes konstatieren. Dasypus zeigt eine lateral vom Ovarium gelagerte, weit geöffnete Tasche, in der aber nur der Tubenpol des Eierstockes enthalten ist.

Bei Bradypus reicht der Trichter bis an den Uteruspol des Ovariums nach innen. Dadurch wird der dorsale Antheil der Ala vespertilionis vorhangartig über die ganze hintere Eierstockfläche gezogen, und die Öffnung der Tasche befindet sich nicht lateral, sondern weit nach innen verschoben.

Rodentia.

Kaninchen.

Uterus. Der Uterus setzt scharf gegen den Eileiter ab.

Ovarium. Der glatte Eierstock zeigt an seiner Oberfläche einige vorspringende Follikel. Das Ligamentum ovarii ist lang, das sogenannte vordere Eierstockband erreicht die Niere nicht, sondern läuft an der seitlichen Beckenwand aus.

Tuba. Der lange, in Windungen gelegte Eileiter greift ziemlich weit über den Eierstock hinaus und biegt hierauf brüsk in

seinen dorsalen Schenkel um. Die Eileiterschlinge wird durch ein gut entwickeltes oberes Tubengekröse fixiert. Dasselbe beginnt bereits in der Fortsetzung des Eileiters an der kranialen Kante des Uterushornes.

Die Ala vespertilionis ist breit. Der Tubentrichter zeigt eine ausgezeichnete Entfaltung. Seine ovariale Hälfte haftet am freien Rande der Ala vespertilionis, die uterine Hälfte am freien Rande des oberen Tubengekröses. Die uterine Ecke des Infundibulums reicht ziemlich weit medianwärts, die ovariale Ecke umgreift den Tubenpol der Geschlechtsdrüse, um dorsal am Hilus ovarii zu inserieren.

Ovarialtasche. Es ist eine geräumige, dorsomedial weit geöffnete, und wegen der langen Eileiterschlinge mit einer Seitenbucht versehene Tasche vorhanden, in der die laterale Fläche und der Tubenpol des Ovariums stecken; die dorsale Eierstockfläche sowie der mediale Eierstockrand liegen frei.

Siebenschläfer.

Uterus. Die Uteri sind durch besondere Länge ausgezeichnet und werden von einem ganz enorm entwickelten Ligamentum latum getragen. Dieses Band erstreckt sich von der Beckenhöhle ausgehend nach aufwärts in die Bauchhöhle bis an das Zwerchfell empor und flankiert den lateralen Rand der Niere. Auch der Breite nach ist das Band mächtig entfaltet, es springt weit gegen den Peritonealraum vor und hat durch starke Fetteinlagerung eine gewisse Starrheit erlangt. Seine ventrale Fläche liegt der vorderen und seitlichen Bauchwand, dieselben weithin deckend, an, während an seine dorsale Seite sich Darmschlingen anpressen.

Ovarium. Das Ovarium ist glatt und durch ein langes Bändchen mit dem Uterushorne in Verbindung gebracht.

Tuba. Der kurze Eileiter zeigt Windungen und formiert eine durch das obere Tubengekröse fixierte Schlinge. Der Tuben-

trichter ist gross, seine uterine Hälfte haftet am freien Rande des oberen Tubengekröses. Eine Verbindung zwischen dem ovarialen Ende des Trichters und dem lateralen Pole des Eierstockes ist nicht vorhanden, da es schon höher oben an der Ala vespertilionis aufhört.

Ovarialtasche. Indem, wie eben bemerkt, der Trichter keine Beziehung zum Eierstocke besitzt, konnte sich trotz der Existenz eines oberen Tubengekröses eine peritoneale Tasche nicht ausbilden. Das Ovarium verhält sich zum breiten Bande ähnlich wie beim Menschen.

Coelogenys Paca.

Uterus. Die ausnehmend langen Hörner des Uterus reichen bis an die Nieren empor.

Ovarium. Der glatte, freiliegende Eierstock ist relativ gross, nahe an das Ende des Uterushornes herangerückt und mit demselben verbunden. Ein strangförmiges Ligamentum ovarii fehlt.

Tuba. Die Tuba ist zart, in Windungen gelegt und stark verkürzt; ihre Länge beträgt nur 14 mm, während die des Uterushornes 90 mm misst. Der Eileiter erreicht infolge seiner Kürze den lateralen Ovarialpol nicht, sondern erstreckt sich nur wenig über die Mitte des Eierstockes hinaus. Die Tubenschlinge ist nicht deutlich ausgebildet, da das schmale obere Tubengekröse zur Fixation der Schlinge so viel wie nichts beiträgt. Die ovariale Hälfte des Trichters verläuft am freien Rande des Fledermausflügels.

Die uterine Infundibulumhälfte folgt dem freien Rande des oberen Tubengekröses.

Ovarialtasche. Die mangelhaft entwickelte Tubenschlinge bedingt eine kleine, seichte Nische, die keine nähere Beziehung zum Eierstocke aufweist. Der Fledermausflügel ist wieder zu kurz, um das Ovarium einzuhüllen; es liegt demnach bei diesem Tiere frei.

Murmeltier.

Uterus. Die Uteri sind lang.

Ovarium. Das Ovarium ist klein, an zwei Stellen gekerbt, sonst glatt. Es liegt in einiger Entfernung von dem Uterushorne und ist mit demselben durch ein langes Ligament in Verbindung gebracht.

Tuba. Die dünne Tuba ist kurz und greift aus diesem Grunde nicht über den Eierstock hinaus. Der Tubentrichter heftet sich mit seiner ovarialen Ecke nicht an den Tubenpol des Eierstockes, sondern dorsal an den Hilus ovarii und medial von dem ebengenannten Eierstockpole an, während die uterine Hälfte des Infundibulums eine kurze Strecke weit dem freien Rande des oberen Tubengekröses folgt.

Die Ala vespertilionis ist sackartig ausgeweitet.

Ovarialtasche. Eben wurde bemerkt, dass die Ala vespertilionis sich sackartig ausweitet; ihr laterales Ende schlägt sich um den lateralen Ovarialpol nach hinten und inseriert mit der ovarialen Ecke des Trichters am Hilus ovarii. Dadurch kommt das Ovarium in die Tasche zu liegen, welche im Vergleiche mit der Ausdehnung des Eierstockes eine enorme Entfaltung erfahren hat und sich, wiewohl die Tubenschlinge kurz ist, auch lateral vom Eierstocke ausbuchtet. Das Ligamentum latum enthält viel Fett.

Castor fiber.

Uterus. Die Uteri sind lang; an ihren unteren Rändern verlaufen in Form von Strängen die Muskeln des breiten Gebärmutterbandes.

Ovarium. Der Eierstock ist glatt und nur vermittelst eines kurzen Bändchens mit dem Uterushorne verbunden.

Tuba. Der kurze, gewundene Eileiter verläuft knapp unter dem freien Rande der Ala vespertilionis, gelangt mit seinem

distalen Ende an dessen Rand und öffnet sich mit einem langen, weiten Trichter, dessen Schleimhaut mit zierlichen Leisten besetzt ist. Die ovariale Ecke des Trichters erreicht den Uteruspol der Geschlechtsdrüse. Die uterine Ecke zieht sich dem freien Rande des oberen Tubengekröses entlang nach innen und hört in einiger Entfernung von dem Uterushorne auf.

Das obere Tubengekröse ist schmal und haftet mit seinem Uterusende am Ligamentum ovarii proprium. Die Ala vespertilionis zeichnet sich durch Breite aus.

Ovarialtasche. Es ist eine Ovarialtasche vorhanden, welche die vordere Fläche und den freien Rand des Eierstockes einhüllt, die hintere Ovarialwand dagegen grösstenteils freilässt.

Den Eingang in die Tasche bildet eine grosse Öffnung an der hinteren Seite des breiten Bandes. Die Ränder derselben werden gebildet: unten vom Ovarium, oben teilweise vom Tubentrichter, teilweise vom freien Rand des oberen Tubengekröses. Die Form der Tasche gleicht, trotzdem ein Ligamentum ovarii vorhanden ist, der für die katzenartigen Raubtiere charakteristischen, weil das obere Tubengekröse sich am Eierstockbande inseriert.

In der Tasche steckt auch die ventrale Wand des Trichters.

Histrix cristata.

Uterus. An dem distalen Ende jedes Uterushornes findet sich eine eingezogene, wie narbig aussehende Stelle der Ala vespertilionis.

Ovarium. Der glatte Eierstock scheint direkt auf dem Uterushorne zu sitzen und steckt grösstenteils in einer peritonealen Tasche.

Der Eileiter bildet eine durch eine breite Eileiterfalte fixierte Schlinge. Die ovariale Hälfte des Trichters haftet am freien Rande der Ala vespertilionis und inseriert mit ihrem Ende an dem Tubenpole des Ovariums. Die uterine Hälfte des Infundi-

bulums folgt dem freien Rande der Eileiterfalte und reicht bis ganz nahe an das Uterushorn heran.

Ovarialtasche. Diese Tasche ist, ähnlich wie beim Murmeltier, kolossal entwickelt; sie hüllt das Ovarium, mit Ausnahme eines Streifens an der dorsalen Fläche, vollständig ein und zeigt auch eine seitliche Ausbuchtung.

Die Mündung der Tasche ist wie bei den katzenartigen Raubtieren dorsokranial gerichtet; sie wird unten vom Ovarium, oben von der hinteren Trichterwand begrenzt, während die vordere Trichterwand in der Ovarialtasche steckt.

An einem zweiten Exemplar von Histrix cristata bieten sich die Verhältnisse ganz ähnlich wie im ersten Falle dar, nur liegt ein grösserer Anteil des Eierstockes frei. Auch ist nur auf einer Seite ein Ligamentum infundibulopelvicum vorhanden, während auf der anderen Seite die ovariale Ecke des Tubentrichters direkt an den Eierstock herantritt.

Amerikanisches Eichhörnchen.

Uterus. Die Hörner sind lang und setzen scharf gegen die viel zarteren Tuben ab.

Tuba. Der Eileiter ist durch seine Länge und seine knäuelartige Aufwindung ausgezeichnet. Gleich vorne neben dem Uterushorn bildet die Tuba einen förmlichen Knoten, hierauf folgt eine mehr einfache, in die Länge gezogene Schlinge, welche über den Tubenpol des Ovariums hinausragt und nach hinten umbiegt. Dieser umgebogene hintere Eileiterschenkel kehrt gegen das distale Ende des Uterushornes zurück und wandelt sich gleichfalls infolge seiner zahlreichen Windungen in einen Knäuel um. Die Lichtung der Tubenschlinge wird von dem oberen Tubengekröse ausgefüllt. Der dorsale Anteil der Ala vespertilionis ist lang, da der hintere Tubenschenkel bis an den Uterus reicht, und selbstverständlich vorhangartig über die hintere Eierstockfläche gezogen erscheint.

Schlägt man den hinteren Knäuel des Eileiters empor, so erscheint unter demselben eine kleine Lücke, aus der einige Fransen heraushängen. Diese Öffnung ist die Mündung der fast kompleten Ovarialtasche. Die unmittelbare Nachbarschaft der Lücke ist, soweit sie vom Mesometron beigestellt wird, faltig zusammengezogen, und zwar laufen die Falten am unteren, wie narbig aussehenden Rande der Mündung zusammen.

Ovarialtasche. Dieselbe wird gebildet: vorne vom ventralen, hinten vom dorsalen Anteile der Ala vespertilionis, kranial vom oberen Tubengekröse. Die Mündung der Tasche ist klein. In der Tasche steckt der Eierstock.

Dipus ægyptius.

Uterus. Die langen Uterushörner reichen bis nahe an den hinteren Nierenpol heran und werden von ausnehmend breiten Gekrösplatten getragen.

Ovarium. Das kleine, glatte Ovarium hängt an einem langen, zarten Bande. Von der Gegend des Tubenpols zieht eine Bauchfellfalte aufwärts, und zwar seitlich von der Niere gegen das Zwerchfell.

Tuba. Der kurze, stark gewundene Eileiter formiert eigentlich keine Schlinge; er zieht in der oberen Wand der gleich zu beschreibenden Tasche gegen den Eierstock, wo sein Trichterende leicht gebogen erscheint.

Tuboovarialsack. Das Mesometron erscheint im Bereiche des Ovariums in zwei Blätter zerlegt, die eine komplete Ovarialkapsel bilden. Nach Eröffnung der Kapsel überzeugt man sich davon, dass auch der mit Schleimhautleisten besetzte Eileitertrichter an der dorsalen Fläche des Ovariums frei in die Tasche hineinragt.

Es ist wohl wahrscheinlich, dass die dorsale Platte dieses Sackes von der Eileiterfalte beigestellt wird, mit Sicherheit kann

dies jedoch nicht behauptet werden. Nur die Entwickelungsgeschichte könnte diese eigentümliche Bildung aufklären.

Meerschweinchen.

Uterus. Die langen Uterushörner reichen bis in die Nierengegend empor.

Ovarium. Der Eierstock liegt an der lateralen Seite der Niere und ist mit dem Zwerchfelle durch eine peritoneale Falte in Verbindung gesetzt. (In einem Falle fand sich linkerseits neben Tieflage der Niere auch Tieflage des entsprechenden Eierstockes). Ferner ist das Ovarium nahe an den Uterus herangeschoben, weshalb das Ligamentum ovarii proprium verkürzt erscheint.

Tuba. Die Tuba zeichnet sich durch eine auffallende Schlängelung aus. Die einzelnen Schlingen drängen sich stellenweise zu förmlichen Knäueln aneinander. Ein solcher Knäuel findet sich gleich am Anfangsstücke der Tuba neben dem Uterus. Der Eileiter wendet sich hierauf nach oben vom Ovarium, biegt am uterinen Pole desselben in einen grossen Trichter ein, der oberhalb des Eierstockes gelagert, mit seinem ovarialen Ende am lateralen Pole des Eierstockes inseriert, während das uterine Trichterende dem freien Rande des oberen Tubengekröses folgend fast bis an den Uterus heranreicht.

Ovarialtasche. Die dorsale Fläche des Eierstockes ist frei dem Peritonealraume zugewendet. Der mediale Rand, sowie die ventrale Eierstockfläche stecken in einer Tasche, deren vordere Wand vom unteren, deren obere Wand vom oberen Tubengekröse gebildet wird. Der Trichter steckt nicht in der Tasche, sondern wendet seine Schleimhautfläche der Bauchhöhle zu und begrenzt mit dem Eierstocke einen länglichen, dorsokranial gerichteten Spalt als Kommunication zwischen der Tasche und dem Bauchraume.

Die Tasche hat eine Ähnlichkeit mit jener der katzenartigen Raubtiere.

Resumé. Unter den von mir untersuchten Nagetieren weisen die peritonealen Bildungen im Bereiche des Eierstockes vier Formen auf.

Eine Form charakterisiert sich dadurch, dass es nicht zur Etablierung einer Ovarialtasche kommt. Diese Gruppe wird repräsentiert durch den Siebenschläfer und Coelogenys; bei ersterem entfällt die Bildung der Tasche, weil der Trichter keine Beziehung zum Eierstocke zeigt, bei Coelogenys wegen der Schmalheit des oberen Tubengekröses.

Eine zweite Form zeigt eine dorsalwärts weit geöffnete Ovarialtasche, hinsichtlich der man, je nachdem der Trichter sich mehr oder minder weit am freien Rande des oberen Tubengekröses gegen den Uterus erstreckt oder diesen wie z. B. beim Meerschweinchen erreicht, mehrere Abarten unterscheiden kann. Reicht der grosse Trichter bis an den Uterus, so liegen Verhältnisse vor, wie sie für die katzenartigen Raubtiere charakteristisch sind.

Eine dritte Form wiederholt den Typus der bei Bradypus gefundenen Tasche, d. h. der hintere Schenkel des Fledermausflügels samt der ovarialen Ecke des Trichters umgreifen den kranialen Ovarialpol und inserieren dorsal am Hilusrande des Eierstockes, wodurch auch schon ein Anteil der hinteren Ovarialfläche in die enger zusammengezogene Tasche zu liegen kommt. Diese Form findet man beim Murmeltier und in geringerem Grade ausgebildet beim Kaninchen.

Die vierte Form zeigt eine peritoneale, den Eierstock vollständig umgreifende Kapsel, welche wie beim amerikanischen Eichhörnchen noch eine Mündung besitzt; diese, kann aber auch, wie dies Dipus zeigt, entfallen.

Von anderen Bildungen im Bereiche der Uterusadnexe wären zu erwähnen: die im Verhältnisse zum geringen Umfange des Eierstockes enorm grosse Ovarialkapsel beim Murmeltier und beim Stachelschwein, ferner die knäuelartige Aufwindung des

Eileiters beim amerikanischen Eichhörnchen und beim Meerschweinchen, und die kolossale Entfaltung des breiten Gebärmutterbandes beim Siebenschläfer. Das Ligamentum ovarii ist bald lang, bald kurz; es kann so weit verkürzt sein, dass das Ovarium, wie beim Stachelschwein, fast unmittelbar auf dem Uterus sitzt.

Insectivora.

Igel.

Uterus. Das dicke Uterushorn setzt scharf gegen die Tuba ab.

Ovarium. Das Ovarium ist lang, bietet ein traubiges Aussehen dar. Die Verbindung mit dem Uterus wird durch ein kurzes Bändchen hergestellt.

Tuba. Der knäuelartig gewundene Eileiter wird durch ein breites, oberes Tubengekröse fixiert. Das Infundibulum ist ziemlich gross. Seine uterine Hälfte verläuft am freien Rande des oberen Tubengekröses und reicht fast bis an das Uterushorn heran, das Ende der ovarialen Hälfte des Infundibulums ist gleichfalls ganz nahe an den Uterus herangezogen und inseriert vermittelst eines kurzen Ligamentum infundibulopelvicum an der Ursprungsstelle des in das vordere Eierstockband einstrahlenden Muskelstranges.

Ovarialtasche. Es ist eine geräumige Ovarialtasche vorhanden, in welcher der Eierstock bleibend steckt und deren Lichtung der Trichter sich zuwendet. Die vordere und die hintere Wand der Tasche werden von der Ala vespertilionis gebildet, die obere Wand von der Eileiterfalte. Der hintere Schenkel der Ala ist entlang der dorsalen Eierstockfläche bis an den Uterus herangerückt. Die Tasche besitzt, trotzdem die Eileiterschlinge nicht über das Ovarium hinausreicht, eine grosse durch den Fledermausflügel abgeschlossene Seitenbucht.

Die Mündung der Tasche, ist auf einer Seite grösser als

auf der anderen und erscheint sagittal eingestellt, da die ovariale Ecke gleich der uterinen den Uterus erreicht.

Das runde Gebärmutterband haftet am freien Rande einer breiten vom Ligamentum latum abzweigenden Peritonealplatte.

Carnivoren.

Paradoxurus typus.

Uterus. Es sind zwei Hörner vorhanden, welche sich durch excessive Länge auszeichnen.

Ovarium. Der Eierstock ist klein, glatt und wegen der besonderen Länge des Uterushornes weit vom Becken abgerückt. Ein Ligamentum ovarii ist vorhanden; dieses verbindet aber nicht nur den Eierstock mit dem Uterushorne, sondern setzt sich, an der dorsalen Seite des Hilus ovarii wegschreitend, auch lateralwärts von der Geschlechtsdrüse fort, um wie in anderen Fällen in das vordere Eierstockband einzustrahlen.

Tuba. Eine scharfe Grenze der Tuba gegen das Uterushorn fehlt; beide gehen allmählich ineinander über. Der Eileiter zeigt zahlreiche Windungen, verläuft tief gelagert im Ligamentum latum, bildet eine langgezogene, über den Eierstock lateralwärts hinausreichende Schlinge und geht in einen mit zarten Leisten besetzten Trichter über. Die uterine Hälfte des Trichters haftet am freien Rande eines breiten oberen Tubengekröses und erstreckt sich mit ihrem Ende bis an das Uterushorn und an die Wurzel des Ligamentum ovarii. Die Ecke der ovarialen Trichterhälfte inseriert nicht am Tubenpole des Eierstockes, sondern reicht ähnlich wie bei Bradypus uterinwärts, da der hintere Anteil der Ala vespertilionis eine Strecke weit über die dorsale Fläche des Eierstockes gezogen ist und etwa entsprechend der Mitte der Drüse an dem den Hilus ovarii passierenden Muskelstrang sich ansetzt. Den freien Rand dieser Platte begrenzt die ovariale Hälfte des Infundibulums.

Ovarialtasche. Es ist eine tiefe, dorso-median weit geöffnete peritoneale Nische vorhanden, die sich wegen Länge der Tubenschlinge auch lateral vom Ovarium ausbuchtet und aus welcher der Eierstock leicht herausfällt. Die vordere Wand der Nische wird vom ventralen Anteile der Ala vespertilionis, die hintere Wand von dem hinteren Anteile des Fledermausflügels und von dem oberen Tubengekröse gebildet, welch letzteres sich auch an dem Aufbau der vorderen Taschenwand beteiligt.

Katze (trächtig).

Uterus. Der Uterus ist zweihörnig.

Ovarium. Der glatte Eierstock ist mit seinem Uteruspol hart an das Uterushorn herangerückt. Den Hilus ovarii passiert dorsal eine bandartige Fortsetzung der Uterusmuskulatur, die über den Tubenpol des Eierstockes sich lateralwärts fortsetzt, und in dem seitlich von der Niere befindlichen vorderen Eierstockbande gegen das Zwerchfell verläuft.

Tuba. Der Eileiter zeigt einige Windungen, verläuft nicht hoch, sondern tief gelagert, nahe dem Hilusrand des Eierstockes und bildet eine fixierte, über den Eierstock hinausgreifende Schlinge. Die Ala vespertilionis ist schmal, das obere Tubengekröse dagegen breit.

Die ovariale Hälfte des ziemlich grossen Trichters erreicht den Tubenpol des Eierstockes, die uterine Hälfte läuft am freien Rande des oberen Tubengekröses aus, welches sich am Uterus ansetzt.

Ovarialtasche. Es findet sich eine dorsomedial geöffnete peritoneale Tasche, die sich wegen der Länge der Tubenschlinge auch seitwärts von dem Ovarium ausbuchtet. Die Mündung der Tasche befindet sich kranial vom Ovarium und wird einerseits vom Trichter und vom freien Rande des oberen Gekröses, andererseits vom freien Rande des Ovariums begrenzt.

Infolge der Tieflage der Tuba ist das Ligamentum latum so schmal, dass es nur den Bodenteil der Nische bildet. Dafür hat das obere Tubengekröse derart an Breite zugenommen, dass es fast allein die Wände der Ovarialtasche beistellt.

Der Eierstock steckt beweglich in der beschriebenen peritonealen Tasche.

In die Eierstocknische ragt die ventrale Wand des Infundibulums hinein.

Tiger.

Uterus. Die Hörner des Uterus sind kräftig entwickelt.

Ovarium. Der Eierstock ist gross, glatt, und infolge seines fast direkten Anschlusses an das Uterushorn fixiert. Dazu kommt noch, dass von den in das breite Band einstrahlenden Muskelzügen des Uterus, von welchen ein dicker Strang dem kaudalen Rande jedes Uterushornes folgt, sich ein Teil ablöst und als Ligamentum ovarii an die Geschlechtsdrüse herantritt. Das vordere Eierstockband ist lang, verläuft an der Rumpfwand aufwärts ohne jedoch die Niere zu erreichen, und besteht vorwiegend aus glatter Muskulatur.

Tuba. Der kurze Eileiter ist kaudalwärts vom Ovarium verschoben, infolgedessen die Ala vespertilionis schmal. Der Ovidukt biegt mit seinem distalen Ende dorsalwärts ein und formiert eine durch ein ausnehmend breites oberes Tubengekröse fixierte Schlinge. Auch dieses Gekröse enthält auffallend viel glatte Muskulatur.

Der Tubentrichter weist, insbesondere was seine Länge anlangt, eine enorme Entfaltung auf. Das Orificium abdominale tubae als Grenze betrachtet, teilt sich das Infundibulum in eine längere uterine und eine kürzere ovariale Hälfte; erstere folgt dem freien Rande des oberen Tubengekröses bis an das Uterushorn, letztere setzt sich am Tubenpole des Eierstockes fest.

Ovarialtasche. Es ist eine peritoneale Ovarialtasche vorhanden, die der der Katze ähnlich ist, sich aber enger an die Geschlechtsdrüse anschliesst. In die Tasche sind aufgenommen die ventrale Fläche und der freie Rand der Drüse, während die dorsale Fläche des Organs frei liegt. Die Wände der Tasche werden vorwiegend von dem oberen Tubengekröse formiert, da, wie wir gesehen haben, die Ala vespertilionis sehr schmal ist. Eine Ausbuchtung lateral vom Ovarium fehlt, denn die Tubenschlinge ist kurz. Die einen Querspalt vorstellende dorsokranial eingestellte Mündung der Tasche wird kranial vom Trichter und kaudal vom freien Rande des Eierstockes begrenzt. Die Schleimhautfläche des Trichters und das Ostium abdominale tubae sind am Präparate nicht der Lichtung der Tasche, sondern dem Bauchfellsacke zugewendet. Ob sich das in vivo auch so verhält, kann ich nicht angeben. Die vielen glatten Muskelzüge des oberen Tubengekröses machen Bewegungen des Trichters möglich, und so ist es denn nicht unwahrscheinlich, dass bei Kontraktion der genannten Muskulatur, der Trichter sich dem Cavum der Ovarialtasche zuwendet.

Löwe.

(Taf. LXII, LXIII, Fig. 7 und 8.)

Es herrscht fast vollständige Übereinstimmung mit den für den Tiger geltenden Verhältnissen.

Uterus. Die Hörner des Uterus bicornis sind sehr lang und kräftig entwickelt.

Ovarium. Der Eierstock ist gross und glatt und wendet seinen breiten Hilus dorsalwärts, die freie Fläche ventralwärts.

Der Eierstock zeigt ferner, ähnlich wie beim Tiger, eine fixe Lage, da er unmittelbar an das distale Ende des Hornes herangeschoben uud daselbst durch ein kurzes, dickes Ligamentum ovarii fixiert ist. Dieses Band repräsentiert den Ausläufer eines mächtigen Muskelstranges, welches, dem unteren Rande des

Fig. 13.

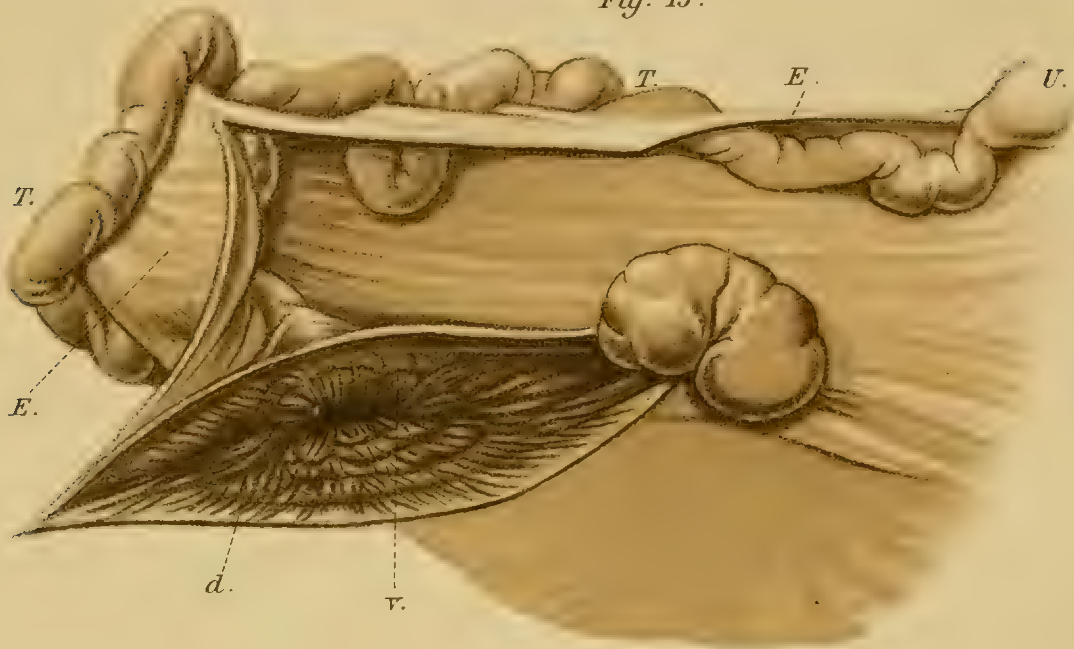




Fig.

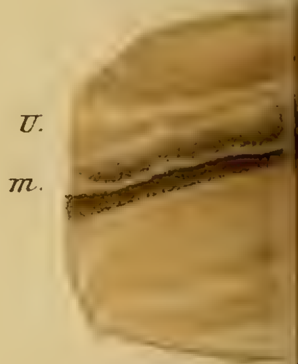


Fig. 15.

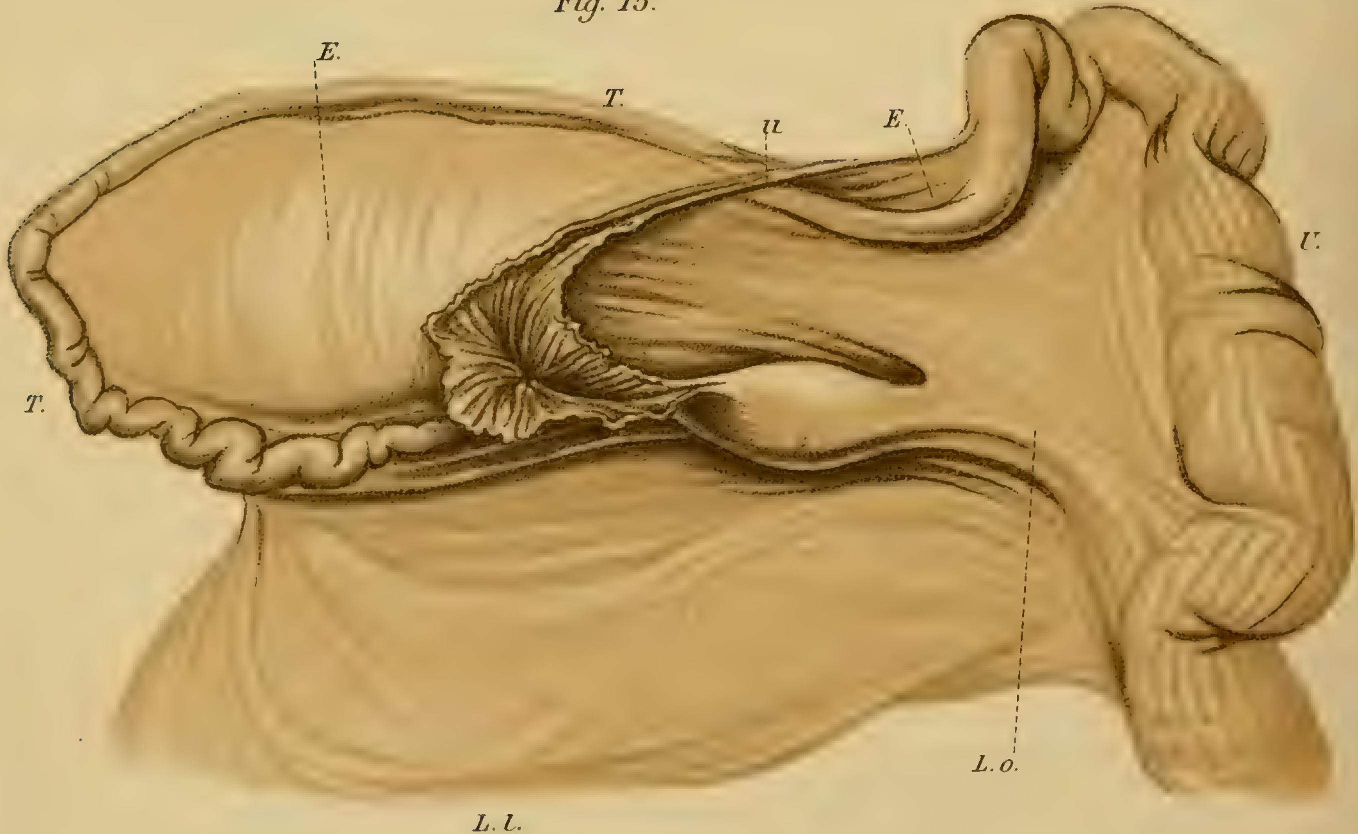


Fig. 14.

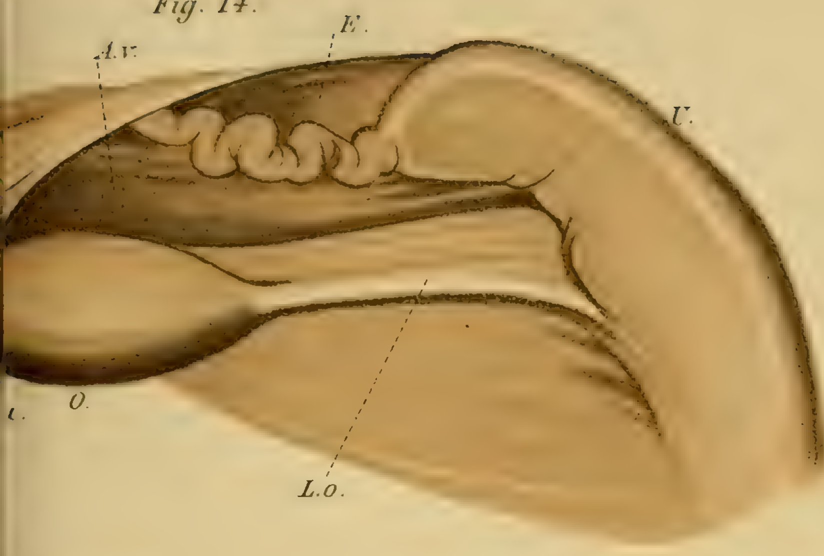
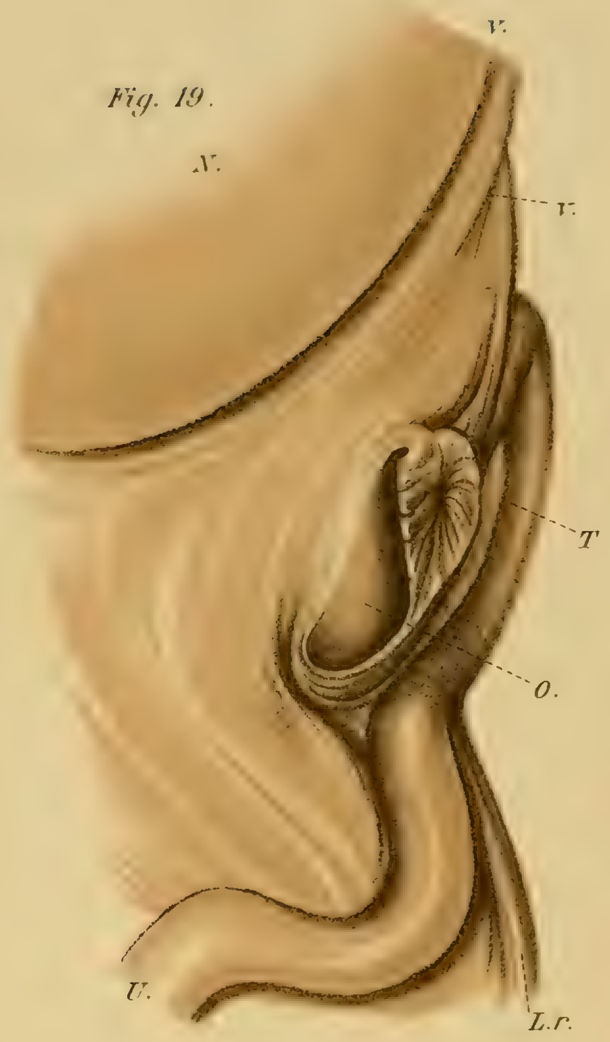
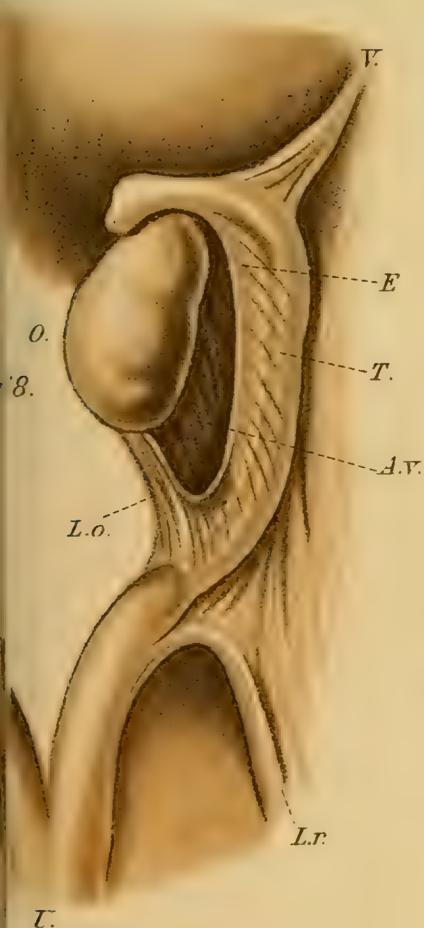




Fig. 19.





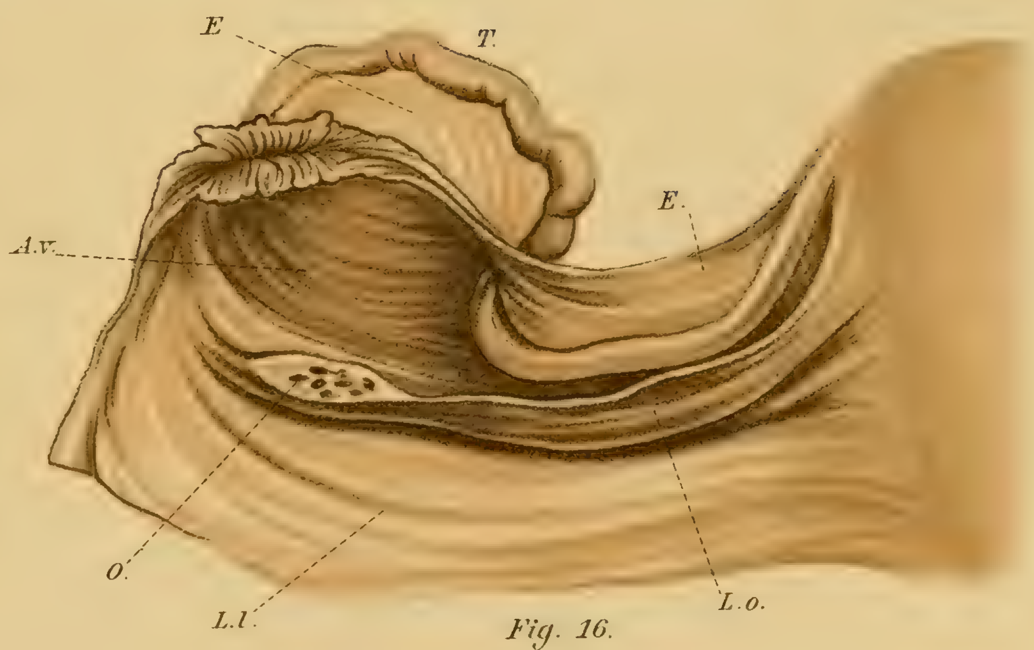


Fig. 16.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

Uterushornes folgend, sich bis an den ungeteilten Uterus verfolgen lässt.

Der Muskelstrang verläuft, entsprechend dem Hilus ovarii, lateralwärts und überzieht sogar eine schmale Zone der dorsalen Eierstockfläche. Der Strang dürfte in das vordere Eierstockband übergegangen sein. Bündel dieser Muskulatur gelangen überdies in das breite Gebärmutterband und in die Tubengekröse (Taf. LXII, Fig. 7).

Tuba. Der kurze, dünne, wenig geschlängelte Eileiter liegt anfänglich kaudalwärts vom Ovarium im Ligamentum latum und verläuft hierauf im Bogen nach oben. Infolge des Tiefstandes des Oviduktes ist die Ala vespertilionis schmal, dafür aber das obere Tubengekröse von ausnehmender Grösse und Breite.

Der Eileiter öffnet sich an seinem lateralen Ende in einen durch besondere Grösse ausgezeichneten Trichter, dessen ovariale Hälfte am Tubenpole des Eierstockes endigt, indes die uterine Hälfte, dem Rande des oberen Tubengekröses folgend, am Uterushorne, neben und vor dem Abgange des Ligamentum ovarii, inseriert.

Ovarialtasche. Ähnlich wie beim Tiger, bildet vorwiegend das obere Tubengekröse eine Tasche, in welcher fast der ganze Eierstock steckt, da nur der Hilus dorsalwärts gerichtet ist.

Der Tubentrichter ist nicht der Taschenlichtung, sondern dem Cavum peritoneale zugewendet. Die Mündung der Tasche bildet eine längliche Spalte, welche dorsal vom Trichter, ventral vom Ovarium begrenzt wird. Eine lateral vom Ovarium befindliche Ausbuchtung der Tasche fehlt wegen des eigentümlichen Verlaufes und der Kürze des Eileiters.

Hier möchte ich es nicht unterlassen das Genitale eines zweiten Tieres, welches ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, kurz zu beschreiben, da es in einigen Punkten von dem vorher beschriebenen Präparate abweicht. Das Ovarium führt an diesem

Objekt einen tief gefurchten Hilus, neben dessen ventraler Lippe beiderseits einige accessorische Ovarien sitzen. Ferner ist der Hilus schmal, daher das Ovarium eine dorsale Fläche zeigt.

Der Eierstock ist auch hier wieder nahe an den Uterus herangerückt, aber das Ligamentum proprium ist diesfalls doch ein wenig länger und deutlich in zwei Muskelstränge geteilt, von welchen der eine am Uterushorne haftet, während der andere der unteren Tubenwand folgend in der Mesosalpinx bis an den Uteruskörper heranreicht. Von einem die dorsale Ovarialfläche einnehmenden Muskelstrange ist nichts zu bemerken.

Vom Uterushorne strahlen Muskelbündel in das obere Tubengekröse ein.

Die Tuba ist kurz und im Trichteranteile nach hinten umgebogen. Das obere Tubengekröse zeigt eine ziemliche Breite; an seinem freien Rande haftet der Tubentrichter, dessen uterine Hälfte fast am Uterushorne inseriert, während die ovariale Hälfte den Tubenpol des Eierstockes aufsucht.

Der Tubentrichter ist ziemlich gross, doch nicht so umfangreich wie im oben beschriebenen Falle. Die Ovarialtasche ist ähnlich wie im ersten Falle gebildet. Der Eierstock steckt beweglich in dem Sack.

Luchs.

Uterus. Der Uterus ist zweihörnig; seine Hörner sind, im Gegensatz zu den Tuben, durch beträchtliche Länge ausgezeichnet.

Ovarium. Der Eierstock ist gross, glattwandig und vermittelst eines mässig langen Ligamentes an das Uterushorn geheftet. Während beim Tiger und beim Löwen der Eierstock förmlich dem distalen Uterusende aufsitzt, sieht man beim Luchs vom distalen Uterusende das Ligamentum ovarii abzweigen. Der Eierstock ist infolge solchen Verhaltens seines Bandes nicht so fixiert, wie bei den vorher genannten Tieren, sondern nach allen Seiten hin frei beweglich.

Tuba. Die kurze, dünne, wenig geschlängelte Tuba zieht in flachem Bogen nach aussen und hinten und zeigt eine gut entwickelte Eileiterfalte. Sie mündet mit einem langen Trichter, dessen Schleimhaut zahlreiche Leistchen trägt. Die uterine Hälfte des Trichters folgt dem freien Rande des oberen Tubengekröses, und begibt sich, medianwärts verlaufend, zum distalen Ende des Uterushornes, wo sie neben dem Ligamentum ovarii inseriert. Die ovariale Hälfte des Infundibulums haftet nicht direkt am Tubenpole des Eierstockes, da sich zwischen beiden ein langes Ligamentum infundibulopelvicum ausspannt.

Ovarialtasche. Eine solche Tasche ist vorhanden und verhält sich ähnlich wie beim Tiger und beim Löwen. Nur ist ihre Beziehung zur Geschlechtsdrüse keine so innige wie bei den genannten Tieren, weil der Trichter wegen des zwischen Ovarium und Tuba eingeschalteten Ligamentum infundibulopelvicum nicht genügend enge an die Drüse herangezogen erscheint. Wegen Länge der Tubenschlinge zeigt die Tasche eine kleine seitliche Ausbuchtung.

Leopard.

Uterus. Die Uterushörner setzen scharf gegen die Eileiter ab.

Ovarium. Das glatte Ovarium, durch dessen Albuginea zahlreiche, etwa hirsekorngrosse Graaf'sche Follikel durchschimmern, hängt an einem ziemlich langen Bande.

Das vordere Eierstockband bildet eine breite peritoneale Platte, in welche in typischer Weise glatte Muskulatur einstrahlt.

Tuba. Der kurze geschlängelte Eileiter liegt mit der medialen Hälfte tief unten im Ligamentum latum. Die laterale Hälfte der Tuba lagert oberhalb des Tubenpoles des Eierstockes. Die durch ein oberes Gekröse fixierte Tubenschlinge ist flach und ragt nicht über den Eierstock hinaus.

Der Tubentrichter ist sehr lang und mit breiten Wandungen versehen. Sein ovariales Ende verbindet sich vermittelst eines kurzen Ligamentum infundibulopelvicum lateral vom Eierstocke mit dem in das vordere Eierstockband einstrahlenden Muskelstrange. Der lange Trichter selbst folgt dem freien Rande der Eileiterfalte bis an den Uterus, wo sich die uterine Trichterecke inseriert. Die Grössenverhältnisse, sowie die Lage und Insertionsweise des Infundibulums stimmen mit den für die katzenartigen Raubtiere geschilderten Verhältnissen überein.

Ovarialtasche. Eine solche ist, strenge genommen, nicht vorhanden, da die Gekröse der Tuba, sowie der Trichter nicht genügend an den Eierstock herangezogen erscheinen. Diese Gebilde wären wohl imstande den Eierstock zu decken, aber es fehlt an einer taschenartigen Vertiefung, in der der Eierstock stecken könnte.

Viaorra genetta.

Uterus. Die Gebärmutter spaltet sich in zwei lange Hörner.

Ovarium. Der glatte Eierstock wird durch ein langes Band an das Uterushorn geheftet.

Tuba. Der kurze geschlängelte Eileiter biegt sofort nach seiner Abzweigung von der typischen Stelle des Uterushornes beckenwärts ab und lagert kaudal vom Ovarium. Dies bedingt eine besondere Schmalheit der Ala vespertilionis, der gegenüber das die Tubenschlinge fixierende obere Eileitergekröse sich durch auffallende Grösse auszeichnet.

Das Infundibulum ist gross; seine uterine Hälfte folgt dem freien Rande des oberen Tubengekröses und inseriert am distalen Ende des Uterushornes, während die ovariale Trichterhälfte sich um den Tubenpol des Ovariums nach hinten schlägt und an der hinteren Fläche des Eierstockes Ansatz findet.

Ovarialtasche. Dieselbe ist vollständiger als bei den bisher beschriebenen Carnivoren, und zwar aus dem Grunde, weil

die ovariale Hälfte des Trichters sich eine Strecke weit, ähnlich wie bei Bradypus, vorhangartig über die dorsale Fläche der Geschlechtsdrüse medialwärts fortsetzt. Dies gelangt mechanisch auch dadurch zum Ausdruck, dass bei Entfaltung der Gekröse der Eierstock nicht aus der Tasche herausfällt.

Eine seitliche Ausbuchtung der Tasche fehlt.

Nebenbei sei bemerkt, dass die Eierstocktasche auf der linken Seite vollkommener als auf der rechten Seite ist. Es erscheint nämlich die ovariale Trichterhälfte weiter als rechterseits über den lateralen Eierstockpol medianwärts gezogen.

Löffelhund.

Uterus. Die Uterushörner sind durch Länge ausgezeichnet.

Ovarium. Das glatte Ovarium ist durch ein kurzes Ligament fixiert. Eine Fortsetzung desselben begab sich wahrscheinlich in ein vorderes Eierstockband.

Tuba. Der kurze, reichlich geschlängelte Eileiter formiert eine Schlinge, deren Schenkel fast gleich lang sind; aus diesem Grunde reicht der Trichter beinahe bis an das Uterushorn heran. Der Eileiter verläuft nicht tief gelagert, wie bei den meisten bisher beschriebenen Carnivoren; infolge dessen ist die Ala vespertilionis breiter und tritt gegenüber dem oberen Tubengekröse mehr in den Vordergrund.

Ovarialtasche. Es ist eine peritoneale Kapsel vorhanden, die nur dorsalwärts vermittelst eines kurzen Schlitzes geöffnet ist. Sie kommt auf die Weise zustande, dass mit dem dorsalen Tubenschenkel sich auch der dorsale Anteil der Ala vespertilionis verlängert. Beide sind vorhangartig über die dorsale Eierstockfläche gezogen und längs des den Hilus ovarii passierenden Muskelstranges und des Ligamentum ovarii bis an den Uterus heran fixiert. Auch das obere Tubengekröse heftet sich entsprechend dem Uterushorne an das Ligamentum ovarii. Die Tubengekröse sind demnach

nirgends frei, sie erscheinen vielmehr als Wandstücke einer Kapsel, in deren oberer Wand die Tubenschlinge verläuft. Die schlitzförmige Sacköffnung wird oben von dem erwähnten Muskelstrang und unten vom Ovarium begrenzt. Diese eigentümliche Lage der Mündung zu der sonst die Hinterseite des Hilus ovarii passierenden Fortsetzung des Ligamentum ovarii in das vordere Eierstockband erklärt sich auf die Weise, dass der genannte Muskelzug beim Löffelhund in der hinteren Kapselwand verläuft, und dies ist gleichzeitig ein Beweis dafür, dass die Muskeleinstrahlung später erfolgt als die Anheftung des Trichters und seines Gekröses. Die Wände der Kapsel enthalten eine mächtige Fettschichte. In der Ovarialkapsel findet sich auch der Tubentrichter, derselbe ist an die dorsale Fläche der Geschlechtsdrüse angelegt und vermag nur einen umschriebenen Anteil des Eierstockes zu decken.

Die Ecken der Trichterhälften sind nirgends fixiert, sondern ragen frei in die Kapselhöhle hinein.

Hund.

(Taf. LXII, Fig. 9.)

Uterus. Die Uterushörner sind lang; ihrem oberen Rande folgt eine Strecke weit der saumartige Ausläufer einer schmalen auch zwischen den beiden Hörnern ausgespannten Bauchfellplatte.

Ovarium. Der Eierstock ist glatt und fast unmittelbar an das Uterushorn herangeschoben, mit dem es sich vermittelst eines kurzen Stranges verknüpft. Der Hilus ist wie beim Löwen (Fall I) breit, so dass der Eierstock an seiner dorsalen Fläche einen peritonealen Überzug führt.

Tuba. Der wenig geschlängelte und nicht tief gelagerte Eileiter formiert eine fixierte Schlinge.

Die Ala vespertilionis und das obere Tubengekröse sind gleich breit. Der Tubentrichter ist weit.

Tuboovarialsack. Bei Betrachtung der Uterusadnexe von hinten gewahrt man entsprechend der dorsalen Fläche des Eierstockes einen kurzen Querschlitz, an dessen oberem Rande die Leisten des Infundibulums vorragen. Die Wände der Kapsel, welche nach oben hin eine Ausbuchtung zeigen, werden von den Tubengekrösen gebildet, und zwar die ventrale Wand von dem ventralen Schenkel der Ala vespertilionis, die dorsale Wand lateral von dem dorsalen Schenkel dieser Platte und medial von dem oberen Tubengekröse. Dieses wird aber hauptsächlich zur Kapselbildung verwendet.

Der dorsale Schenkel der Ala vespertilionis ist eine Strecke weit über die dorsale Fläche des Eierstockes medianwärts gezogen, daher inseriert die ovariale Trichterecke medial vom Tubenpole des Eierstockes am Hilus ovarii. Die dem Rande des oberen Tubengekröses folgende Portion des Trichters reicht mit ihrem Ende bis an das Uterushorn heran.

Der Trichter steckt in der Kapsel, und nur an der Kapselmündung liegt ein schmaler Saum desselben mehr oberflächlich.

Procyon lotor.

Uterus. Der Uterus ist zweihörnig.

Ovarium. Der Eierstock ist glatt, ganz nahe an das Uterushorn herangeschoben, an demselben durch ein kurzes, dickes Ligament fixiert und ähnlich wie beim Hunde in eine peritoneale Kapsel gelagert. Das Ligamentum ovarii gehört einer breiten Muskelschicht des breiten Gebärmutterbandes an, welche sich den unteren Rändern der Uterushörner anschliesst. Von dieser Muskelschicht strahlt die untere Portion in das Mittelstück des Uterus ein, während die obere Portion einen Strang bildend, quer vor dem Mittelstücke die Uteruswand übersetzt, um in einen entsprechenden Streifen der Gegenseite überzugehen.

Tuba. Der kurze, tiefgelagerte Eileiter verläuft im Bogen nach hinten oben und biegt in einen hinteren Schenkel um, der

bis an den Uterus heranreicht. Die Lichtung der Schlinge wird von dem oberen Tubengekröse eingenommen. Der grosse Trichter ist sehr reichlich mit Schleimhautleisten besetzt und am Rande ausgefranst. Die ovariale Ecke des Infundibulums inseriert entsprechend dem Uteruspole des Eierstockes an dem mit dem Ligamentum ovarii abzweigenden Muskelstrange. Die uterine Ecke ist am verkürzten Rande der Eileiterfalte fixiert.

Tuboovarialsack. Bei Betrachtung der Uterusadnexe gewahrt man weder das Ovarium noch den Tubentrichter; so enge ist der Sack über diese Organe zusammengezogen. Die Kapsel wird gebildet: ventral und dorsal von den beiden Schenkeln der Ala vespertilionis, kranial von dem oberen Tubengekröse. Nach Eröffnung der Kapsel zeigt sich, dass der Trichter zu gross ist, um in der kleinen Kapsel Platz zu finden, daher auch einige der dorsalen Trichterwand angehörende Fransen durch die Kapselöffnung in den Peritonealraum hineinragen. Die Öffnung selbst ist klein, weil die ovariale und die uterine Trichterecke nahe aneinander liegen und der freie Rand der Eileiterfalte verkürzt ist. Die Mündung lagert an der dorsalen Seite der Adnexe, knapp neben dem Uterushorne, begrenzt vom Ligamentum ovarii und vom Anfangsstücke des Eileiters.

An einem zweiten Exemplare, welches ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, konnten ganz ähnliche Verhältnisse konstatiert werden. Da in diesem Falle das Genitale mitsamt den Nieren herausgenommen wurde, blieb das vordere Eierstockband erhalten. Es stellt eine dreieckige, ziemlich breite, glatte Muskulatur enthaltende Platte dar, welche sich an der Seitenfläche der Niere noch eine Strecke weit kranialwärts erstreckt. Die Muskulatur des vorderen Eierstockbandes zweigt von der Muskulatur des Ligamentum ovarii ab.

Nasua socialis.

(Taf. LXIII, LXV, Fig. 10 und 11).

Uterus. Die Uterushörner sind lang; sie reichen bis nahe an die Nieren empor.

Die in Form eines breiten Bandes angeordnete Muskulatur des Ligamentum latum, die beiderseits von dem Mittelstücke des Uterus ausgeht, zieht jederseits unterhalb des Hornes lateralwärts, giebt ein kurzes Band an den Eierstock ab, passiert die Gegend des Hilus ovarii, setzt sich weiterhin über diese Stelle hinaus nach oben fort und findet sich seitlich von den Nieren, wahrscheinlich um in dem vorderen Eierstockbande zu endigen.

Ovarium. Der Eierstock ist glatt. Seine Gefässe ziehen wegen der Höhenlage des Organes quer von den Stämmen nach aussen und werfen in der Nähe des Ovariums eine Bauchfellfalte auf.

Tuba. Der kurze, in steile eng aneinander schliessende Windungen gelegte Eileiter (Taf. LXV, Fig. 11) verläuft im Bogen nach hinten und innen und kehrt fast zu seinem Ausgangspunkte zurück. Er lagert tief im Ligamentum latum, so dass die Ala sehr schmal ist. Im Gegensatze hierzu ist das obere Tubengekröse durch Breite ausgezeichnet.

Der Tubentrichter ist klein, lagert sich auf den freien Rand des Eierstockes und zeigt zahlreiche Schleimhautleisten und Fransen. Das ovariale Ende des Trichters inseriert, da der dorsale Schenkel der Ala vespertilionis über die Rückenfläche des Ovariums bis an den Uterus gezogen ist, an dem vom Ligamentum ovarii abzweigenden und gegen das vordere Eierstockband ziehenden Muskelstrang.

Ovarialkapsel. Es ist eine peritoneale Kapsel vorhanden, in welcher der Eierstock und das Infundibulum enthalten sind.

Die ventrale Wand wird, da der ventrale Abschnitt des Fledermausflügels sehr schmal ist, vorwiegend von der Eileiterfalte gebildet. Die dorsale Wand der Tasche gehört der Ala

vespertilionis an. Nach oben wird die Kapsel von dem oberen Tubengekröse abgeschlossen. Die dorsalwärts gerichtete enge Mündung der Kapsel liegt unmittelbar an der Übergangsstelle des Eileiters in den Uterus, und ihre Umrandung wird von der Gebärmutter sowie von dem Muskelstrange des vorderen Eierstockbandes beigestellt. Rechterseits ragt aus der Öffnung eine Trichterfranse vor, während auf der linken Seite die Kapselöffnung so eng ist, dass sie keine Franse zu bergen vermag.

Das von dem zugespitzten Ende des Uterushornes abzweigende Ligamentum uteri rotundum steckt in einer gekrösartigen Falte des Ligamentum latum.

Hyaena striata.

Uterus. Die Hörner des Uterus setzen scharf gegen die Tuben ab.

Ovarium. Der Eierstock zeigt Kerbungen.

Tuba. Der Eileiter ist geschlängelt, lang, greift weit über das Ovarium hinaus und formiert eine brüsk gebogene, durch eine gut entwickelte Eileiterfalte fixierte Schlinge. Die ovariale Hälfte des Trichters inseriert ähnlich wie bei Bradypus dorsal vom Ovarium an jenem Muskelstrange, der sich zum vorderen Eierstockbande begibt. Die Insertion erfolgt ungefähr entsprechend der Mitte des Eierstockes.

Ovarialtasche. Die dorsomedial geöffnete Tasche wird von den Tubengekrösen begrenzt und besitzt wegen der Länge der Tubenschlinge eine Seitenbucht. In der Tasche steckt bleibend das Ovarium.

Resumé. Die von mir untersuchten Karnivoren weisen bezüglich der Einschliessung des Eierstockes vier bezw. fünf Formen auf.

Die erste Form ist charakterisiert durch die Gegenwart einer ventral und lateral von der Geschlechtsdrüse gelegenen,

dorsalwärts geöffneten Tasche. In dieser Tasche steckt, eine der Breite nach wechselnde Zone seiner medialen Wand ausgenommen, der Eierstock. Die Tasche wird von den beiden Tubengekrösen, insbesondere aber von dem durch ausnehmende Breite ausgezeichneten oberen Tubengekröse gebildet. Der Trichter haftet am freien Rande des eben genannten Gekröses. Das eine Ende des Trichters inseriert am Tubenpol des Eierstockes, das andere Ende erstreckt sich bis nahe an das Uterushorn oder erreicht gar dasselbe. Die Mündung der Ovarialtasche ist dem nach ebenso lang, wenn nicht länger, als die Geschlechtsdrüse.

Der Tubentrichter ist gross und von seiner vorderen Wand, welche in dem Taschenraum steckt abgesehen, dem peritonealen Raume zugewendet.

Das Ovarium entschlüpft der Tasche nicht leicht, da es dem Uterus förmlich aufsitzt.

Die eben geschilderte Form wird repräsentiert durch Felis tigris, Felis leo und Felis cattus.

Die zweite Form dürfte bloss eine Varietät der ersten Form darstellen. Die Tasche ist hier im lateralen Anteile nicht so vollständig als bei der Form 1, weil das ovariale Ende des Trichters nicht direkt, sondern erst durch Vermittelung eines relativ langen Ligamentum infundibuloovaricum mit dem Tubenpole des Eierstockes in Verbindung tritt. Die Tasche ist nicht nahe genug an das Ovarium herangezogen. Die Taschenmündung ist zu gross und die Drüse entfällt leicht der peritonealen Nische. Dieses Verhalten findet sich bei Felis lynx.

Zur Bemerkung, dass es sich in diesem Falle, sowie bei der dritten Form bloss um Varietäten der Form 1 handelt, werde ich durch die Beobachtung veranlasst, dass auch die Ovarialkapsel insoferne variiert, als sie auf einer Seite weiter über den Eierstock gezogen ist als auf der anderen.

Die dritte Form, vertreten durch Felis pardus, zeigt eine noch losere Beziehung der Tubengekröse zum Ovarium, da das letztere von der peritonealen Nische an keiner Stelle umgriffen wird.

Die vierte Form, vertreten durch Viverra genetta, ist dadurch gekennzeichnet, dass der Trichter und der hintere Schenkel der Ala vespertilionis eine Strecke weit über die dorsale Eierstockfläche nach innen gezogen sind. Hierdurch kommt ein laterales Stück der Geschlechtsdrüse bleibend in die vertiefte Tasche zu liegen.

Die fünfte Form, vertreten durch den Hund, Löffelhund und den Bären, zeigt das Ovarium in einer Kapsel steckend und daselbst fixiert. Die Mündung der Kapsel ist klein und kranialwärts gerichtet.

Das Zustandekommen des peritonealen Sackes ist auf zwei Momente zu beziehen: 1. Auf die Verkürzung des Ligamentum ovarii, durch welche die Geschlechtsdrüse unmittelbar an das Uterushorn herangerückt ist, und 2. darauf, dass der Trichter mit dem hinteren Schenkel der Ala vespertilionis mehr oder minder weit über die dorsale Fläche des Eierstockes medianwärts gezogen ist. Bei Bradypus und bei Viverra, wo wohl das letztere Moment zutrifft, nicht aber das erstere, da das Ligamentum ovarii eine gute Ausbildung zeigt, ist die Tasche nicht so eng wie hier über den Eierstock gezogen. Denkt man sich bei den beiden eben genannten Tieren das Eierstockband verkürzt, so wird in gleichem Maasse die Kapselmündung verengt.

Der Tubentrichter ragt in die Kapsel hinein.

Den meisten der untersuchten Carnivoren ist die Tieflage des Oviduktes gemeinsam, d. h. die Tuba lagert nicht im Bereiche des kranialen Eierstockrandes, sondern kaudalwärts verschoben vor dem Ovarium oder gar unterhalb desselben. Infolge dieses Verhaltens der Tuba ist der Fledermausflügel verschmälert,

dafür das obere Tubengekröse verbreitert. Daher kommt es, dass gerade diese Platte hervorragenden Anteil an der Bildung der Eierstockkapsel nimmt.

Ungulaten.

Cervus elaphus.

Uterus. Die Hörner sind kurz.

Ovarium. Der Eierstock ist glatt, gross und an einem gegen den Uterus zu sich verflachenden und fächerförmig ausstrahlenden Bande aufgehängt.

Tuba. Der Eileiter zeichnet sich gegenüber dem Uterushorne durch Länge aus. Da der Eileiter fast seiner ganzen Länge nach in Windungen gelegt erscheint, repräsentiert sich ein entsprechender Anteil des Fledermausflügels gekrösartig gefaltet.

Das laterale Endstück der Tuba biegt nach hinten ab und öffnet sich mit einem mächtig entwickelten Trichter, dessen hintere Wand ungleich breiter als die vordere ist. Die Tubenschlinge wird durch ein gut entwickeltes oberes Tubengekröse fixiert. Dasselbe erscheint verkürzt, und zwar durch ein Muskelbündel, welches von dem Horne des Uterus abzweigend, eine Strecke weit als dünner Strang am Rande des genannten Gekröses verläuft und dann fächerförmig in diese Platte einstrahlt.

Von dem Infundibulum begiebt sich das ovariale Ende zum Tubenpol des Eierstockes, während die uterine Hälfte die Mitte des freien Randes des oberen Tubengekröses erreicht.

Ovarialtasche. Es findet sich eine seichte peritoneale Nische, da die Tubenschlinge in flachem Bogen verläuft. Die ventrale Wand der Tasche wird vom Fledermausflügel, die dorsale Wand von dieser Platte und der grossen hinteren Trichterwand gebildet, während die kleinere vordere Trichterwand in die Tasche hineinragt. In der letzteren steckt auch der Eierstock, über dessen dorsale Fläche die hintere Trichterwand hinwegzieht. Die

Fixation des Ovariums ist eine ungenügende, so dass es sich leicht aus der Tasche entbinden lässt.

Damhirsch.

Uterus. Die Gebärmutter läuft in zwei Hörner aus.

Ovarium. Der Eierstock hängt an einem langen Bande. Das vordere Eierstockband ist sehr breit.

Tuba. Der geschlängelte Eileiter bildet eine durch das obere Tubengekröse fixierte Schlinge. Dieses Gekröse ist so breit, dass es gefaltet weit über die dorsale Fläche des Eierstockes hinüberhängt. Der Tubentricher ist gross, seine uterine Hälfte haftet am freien Rande des oberen Tubengekröses, die ovariale Hälfte inseriert am Tubenpole des Eierstockes. Die Muskulatur des oberen Tubengekröses verhält sich ähnlich wie bei Cervus elaphus.

Ovarialtasche. Es findet sich seitlich vom Ovarium eine weit geöffnete Tasche, in welcher der Eierstock liegt, sich aber aus derselben leicht entwickeln lässt.

Cervus axis.

Die Verhältnisse stimmen hinsichtlich der wesentlichen Punkte mit den bei Cervus elaphus geschilderten überein.

Schwein.

(Taf. LXIII, LXIV, Fig. 12 und 13.)

Uterus. Die Uterushörner setzen scharf gegen die Tuben ab.

Ovarium. Das Ovarium, welches beiderseits infolge des Vortretens von Graafchen Follikeln höckerig erscheint, ist nahe an den Uterus herangerückt und durch ein kurzes, fächerförmig ausstrahlendes Ligament fixiert.

Tuba. Der lange Eileiter ist stark geschlängelt, und zwar linkerseits seiner ganzen Länge nach, während rechterseits ein kurzes

Stück des Isthmus gestreckt verläuft. Das distale Stück der Tuba, welches lateral weit über das Ovarium hinausgreift, biegt nach hinten ab und wird durch ein breites oberes Tubengekröse in dieser Lage erhalten. Der hintere Tubenschenkel ist lang, desgleichen die mit ihm dorsalwärts abgebogene Partie der Ala vespertilionis.

Der Tubentrichter zeigt eine ganz enorme Grösse. Seine Lichtung fasst bequem das Daumenendglied einer kräftigen Männerhand.

Die hintere Trichterwand ist bedeutend breiter als die vordere. Die Schleimhaut des Infundibulums zeigt einen ausnehmend reichen Besatz von Leisten.

Das ovariale Ende des Infundibulums setzt sich entsprechend dem Uterinpol der Geschlechtsdrüse am Hilus der letzteren fest, während die uterine Infundibulumhälfte, dem freien Rande des oberen Tubengekröses folgend, nahe an das Uterushorn heranreicht.

Ovarialtasche. Es ist eine geräumige, dorsomedial weit offene peritoneale Tasche vorhanden. Die vordere Wand der Tasche wird von der Ala vespertilionis gebildet, die hintere Wand vorwiegend von der hinteren ausnehmend grossen Trichterwand, aber auch zum Teile von der Ala vespertilionis. In der Tasche steckt beweglich der Eierstock, der wohl permanent von dem Trichter überlagert sein dürfte.

Die ventrale Trichterwand hängt frei in die Tasche hinein.

Auchenia huanaco.

Uterus. Die Uterushörner sind kräftig entwickelt, desgleichen die Muskulatur des Ligamentum latum, die sich über das Ovarium hinaus in das vordere Eierstockband fortsetzt.

Ovarium. Der kleine, glatte Eierstock ist an einem langen, lateral strangförmigen, medial aber fächerförmig gegen den Uterus

sich verbreiternden Bande aufgehängt und mit seinem Hilus in der Weise auf dem breiten Bande, richtiger auf der lateralen Fortsetzung des Ligamentum ovarii fixirt, dass beide Eierstockpole ringsherum freilagern.

Tuba. Im Vergleiche mit dem Uterus ist die Tuba zart und lang. Die Ala vespertilionis zeigt infolge der zahlreichen Windungen des ampullären Tubenstückes viele Faltungen und Buchtungen. Das laterale Stück des Eileiters biegt mit dem dorsalen Schenkel der Ala vespertilionis nach hinten und innen im Bogen ab und geht in einen enorm entwickelten Trichter über. Die Eileiterschlinge wird durch ein gut ausgebildetes oberes Tubengekröse fixiert.

Die ovariale Ecke des Trichters umgreift mit dem hinteren Schenkel der Ala vespertilionis den Eierstock von aussen und inseriert an der dorsalen Seite des Hilus ovarii oder reicht selbst bis an das Ligamentum ovarii nach innen, während die uterine Ecke ungefähr in der Mitte des freien Randes des oberen Tubengekröses endigt. Die hintere Trichterwand ist breit, die vordere schmal.

Ovarialtasche. Der bogenförmige Verlauf des langen Eileiters führt zur Etablierung einer geräumigen, vorwiegend lateral vom Eierstock untergebrachten Tasche. Die Wände der Tasche werden gebildet: ventral von der Ala vespertilionis, dorsal von dieser Bauchfellplatte und der hinteren Trichterwand, die aber nicht so gross wie beim Schweine ist. Das Dach der Tasche wird von dem oberen Tubengekröse beigestellt, der Boden von dem Übergangsteile der beiden Schenkel der Ala ineinander. Das Ovarium liegt am medialen, unteren Ende der Tasche, an der man zwei Räume zu unterscheiden hat und zwar a) einen hinteren, vom Trichter gebildeten und b) einen vorderen, von der hinteren Trichterwand und der Ala vespertilionis begrenzten. In letzterem steckt der Eierstock, auf den sich

die Schleimhautfläche des Trichters lagert. Entfaltet man die Wände des Tubentrichters, so zeigt sich, dass das Ostium abdominale tubae ziemlich entfernt vom Eierstock zu liegen kommt. Hiedurch gerät das Ostium abdominale des Eileiters in eine ungünstige Lage.

Bergesel.

(Taf. LXV, Fig. 14.)

Uterus. Die Hörner sind kräftig entwickelt.

Ovarium. Der glatte Eierstock hängt an einem langen Bande und besitzt als eigentümliche Bildung ein sehr breites Mesovarium. Von dem hinteren Blatte des Ligamentum latum zweigt nämlich eine breite Gekröslamelle ab, welche sich zum Ovarium und zu dessen Bande ähnlich verhält, wie die Ala vespertilionis zum Eileiter.

Tuba. Der Ovidukt ist seiner ganzen Länge nach in Windungen gelegt und formiert eine kurze, fixierte Schlinge.

Das obere Tubengekröse ist schmal, dick, muskulös und endigt nicht wie in allen bisherigen Fällen frei am Trichter, sondern inseriert auch am Tubenpole des Eierstocks. Dies hat zur Folge, dass die uterine Ecke des Infundibulums gleichfalls an den erwähnten Teil des Ovariums herangezogen ist und hier eine Anheftung findet. Da nun an derselben Stelle des Eierstockes auch die ovariale Ecke des Trichters angewachsen ist, wird der Trichter breit am Eierstock (ovarialen Pole) fixiert.

Ovarialtasche. Es findet sich eine lateral vom Ovarium befindliche, von den beiden Tubengekrösen gebildete und dorsomedial geöffnete Tasche, in welcher aber die Geschlechtsdrüse nicht enthalten ist. Dies ist auch nicht gut möglich, da wegen der Insertion des oberen Tubengekröses am lateralen Ovarialpole die Tasche selbst sowie die Taschenmündung, zu eng sind.

Aus dem gleichen Grunde zeigt auch der Trichter keine Beziehung zur Tasche, sondern liegt ausserhalb derselben, frei in die Peritonealhöhle hineinragend.

Der Spalt zwischen dem Eierstocke und dem Ligamentum ovarii einerseits, der Ala vespertilionis (dem ventralen Schenkel derselben) andererseits, vertieft sich in kaudaler Richtung wegen des breiten Mesovariums; diesem Spalte ist die ventrale Fläche der Geschlechtsdrüse zugewendet.

Equus strigipes (Heuglin).

Uterus. Die Uterushörner setzen scharf und mit stumpfen Enden gegen die Tuben ab.

Ovarium. Das Ovarium ist gross und durch ein deutliches Band mit dem Uterus verbunden. Beide haften wie beim Bergesel am oberen Rande eines breiten Mesovariums.

Tuba. Der lange Eileiter ist überaus reich an Windungen. Das obere Tubengekröse ist schmal, muskulös und inseriert wie beim Bergesel am Tubenpole des Ovariums.

Wegen Schmalheit des oberen Tubengekröses verläuft die Tuba in flachem Bogen. Sowohl die ovariale wie die uterine Ecke des reich gefransten Trichters inserieren ähnlich wie beim Bergesel am Tubenpol des Eierstockes.

Ovarialtasche. Die beiden Gekröse des Oviduktes begrenzen lateral vom Eierstock eine peritoneale Nische, von welchen die der linken Seite tiefer als die der rechten Seite ist. Das Ovarium steckt nicht in der Nische.

Equus asinus.

Uterus. Die kräftigen Uterushörner verjüngen sich auffallend gegen das distale Ende und gehen unmerklich in die Tuben über.

Ovarium. Der Eierstock ist glatt, sein Band lang und äusserst flach.

Tuba. Der lange, dünne, leicht gewundene Eileiter bildet eine flache Schlinge, die durch ein schmales oberes Tubengekröse fixiert wird. Das laterale Endstück des Eileiters biegt nach hinten um und schliesst mit einem weiten Trichter ab, dessen ovariale Ecke bis an den lateralen Ovarialpol reicht, indes die uterine Hälfte des Infundibulums am freien Rande der Ala vespertilionis befestigt ist.

Ovarialtasche. Die Ala vespertilionis formiert mit dem oberen Tubengekröse eine lateral von dem Ovarium gelegene, seichte Nische. Diese Tasche lässt sich wohl über das Ovarium stülpen, ob aber eine solche topische Beziehung in Wirklichkeit besteht, ist fraglich.

Rind.

(Taf. LXIV, Fig. 15.

Uterus. Jedes Horn verjüngt sich am lateralen Ende und geht allmählich in die Tuba über.

Ovarium. Der kleine Eierstock hängt an einem breiten, muskulösen und fächerförmig gegen den Uterus ausgebreiteten Bande.

Tuba. Der durch Länge und durch viele Windungen ausgezeichnete Eileiter ragt weiter als in den bisher beschriebenen Fällen über den Tubenpol des Eierstockes hinaus und biegt dann in den hinteren Schenkel um. Die Tubenschlinge wird durch ein grosses, teilweise muskelhaltiges oberes Gekröse fixiert. Die ovariale Ecke des enorm entfalteten Trichters inseriert am Tubenpole des Eierstockes. Die uterine Hälfte des Infundibulums verläuft am freien Rande des oberen Tubengekröses und reicht mit ihrem Ende bis über die Mitte desselben medianwärts.

Ovarialtasche. Es ist eine enorm entwickelte peritoneale Tasche vorhanden, in der aber am Präparate der kleine Eierstock nicht steckte. Der Taschenraum fasst bequem den ganzen Daumen einer kräftigen Männerhand, während die Grösse des

Ovariums die einer kleinen Mandel nicht überschreitet. Im trächtigen Zustande vergrössert sich mit den übrigen Teilen der Geschlechtswerkzeuge auch die Tasche; ich sah in einem solchen Falle die Lichtung der Tasche so gross werden, dass sie imstande gewesen wäre, eine Faust aufzunehmen. Da die Tuba des Rindes sehr lang ist und lateralwärts weit über das Ovarium hinausgreift, dehnt sich die Tasche vorwiegend lateral vom Eierstocke aus. Die Mündung der Tasche ist sehr gross und dorsomedial eingestellt.

Die Taschenwandungen werden beigestellt: ventral von dem ventralen, dorsal von dem dorsalen Schenkel des Fledermausflügels und kranial von dem oberen Tubengekröse. Da die dorsale Platte des Tubentrichters breit ist, verlängert sie die dorsale Wand der Tasche.

Die ventrale Trichterwand hängt in den Taschenraum hinein.

Moschus Kantschil.

Uterus. Die Uterushörner verjüngen sich gegen ihre distalen Enden.

Ovarium. Der glatte Eierstock hängt an einem entsprechend langen Ligament.

Tuba. Der Eileiter ist gewunden, das obere Tubengekröse gut entwickelt. Der Eileiter verläuft weit über den Eierstock hinaus, biegt hierauf nach hinten um und schliesst mit einem grossen Trichter ab. Die ovariale Ecke des Infundibulums haftet am lateralen Ovarialpol, die uterine Ecke reicht, am freien Rande der Eileiterfalte gelegen, nahe an den Uterus heran.

Ovarialtasche. Die Tubengekröse formieren eine grosse Nische, in welcher am Präparate der Eierstock nicht enthalten war.

Resumé. Die im Bereiche des Eierstockes vorkommenden peritonealen Taschen bieten bei den Ungulaten ein ziemlich gleichförmiges Bild dar. Zumeist handelt es sich um eine mehr

oder minder tiefe, lateral vom Ovarium gelegene und von den beiden Tubengekrösen begrenzte Tasche, deren dorsale Wand zum Teile von der dorsalen Trichterwand gebildet wird. Die Mündung der Tasche liegt dorsomedial. Eine Tasche dieser Art findet sich bei den Hirscharten, bei Auchenia, beim Rind, Schwein, bei Equus strigipes, Equus asinus und beim Bergesel.

Das Ovarium steckt in der Tasche oder es liegt frei. Bei Equus strigipes und beim Bergesel ist die Tasche zu eng, um den Eierstock beherbergen zu können. Die Tasche ist enorm gross beim Rind und beim Schwein, und zwar wegen der besonderen Länge der Tubenschlinge bez. (beim Schweine) wegen der enormen Entfaltung des Infundibulums, dessen hintere Wand hervorragenden Anteil an der Zusammensetzung der dorsalen Taschenwand nimmt. Bei diesem Tiere ist der Trichter so gross, dass er das Ovarium vollständig einzuhüllen vermag.

Beim Bergesel und bei Equus strigipes zeigt der Tubentrichter keine Beziehung zur peritonealen Tasche. Hier inserieren nämlich beide Ecken des Trichters am Tubenpole des Ovariums. Da die Insertion der uterinen Trichterecke am Tubenpole des Eierstockes auch das obere Gekröse an diese Stelle heranzieht und überdies die Tubenschlinge kurz ist, wird die Tasche zu klein, um den Eierstock aufnehmen zu können. Wohl aber ist der Spalt zwischen Eierstock und der Ala vespertilionis infolge des durch Breite ausgezeichneten Mesovariums vertieft. Zu erwähnen wäre endlich noch die Muskulatur des oberen Tubengekröses, durch welche dasselbe verkürzt und der Trichter medianwärts gezogen werden kann.

Lamnungia.

Hyrax syriacus.

Das Präparat ist zu schlecht konserviert, um ein ganz klares Bild von den peritonealen Verhältnissen im Bereiche des Eierstockes geben zu können. Ich konnte nur folgendes eruieren:

Ovarium. Das glatte Ovarium ist mit einem sehr langen Muskelstrange in Verbindung, welcher fächerförmig in die Uteruswand einstrahlt.

Tuba. Der Eileiter formiert eine durch ein oberes Gekröse fixierte Schlinge. Die Trichtermündung zeichnet sich durch Grösse aus. Die intimeren Verhältnisse des Trichters sind nicht zu erkennen, doch scheint die uterine Hälfte am freien Rande des oberen Gekröses fixiert gewesen zu sein. Die ovariale Hälfte inseriert seitlich vom Eierstock an dem gegen das Zwerchfellband verlaufenden Anteil des Ligamentum ovarii.

Ovarialtasche. Es ist eine grosse Tasche vorhanden, die medial und dorsal sich öffnet und seitlich eine starke Ausbuchtung führt, da die Tubenschlinge weit über den Eierstock hinausreicht. Der Eierstock konnte nicht als Ganzes von der Tasche aufgenommen werden, weil die Mündung der Tasche zu klein ist.

Pinnipedia.

Phoca vitulina.

Uterus. Die freien Anteile der Uteri sind kurz, aber kräftig entwickelt.

Ovarium. Der lange, glatte Eierstock liegt unmittelbar dem Uterushorne an.

Die Muskulatur des Ligamentum latum ist deutlich entwickelt; knapp unterhalb des Uterushornes formiert sie jederseits einen bandartigen Strang, von welchem auch das verkürzte Ligamentum ovarii abzweigt. Der genannte Muskelstrang verläuft an der dorsalen Seite des Hilus ovarii kranialwärts und strahlt in das vordere Eierstockband ein.

Ein ventral vom Ligamentum ovarii am Uterus entstehender Muskelzug gehört dem oberen Tubengekröse an.

Tuba. Die geschlängelte Tuba verläuft tief gelagert lateralwärts und biegt hierauf in den hinteren Tubenschenkel um, der mit einem auffallend grossen Trichter endigt. Im Gegensatze zur schmalen Ala vespertilionis fällt das obere Tubengekröse durch enorme Entfaltung auf. Die uterine Trichterhälfte zieht, dem freien Rande des oberen Tubengekröses folgend, bis nahe an den Uterus heran und inseriert an dem vorher beschriebenen, vom Uterus abzweigenden Muskelstrange. Die ovariale Trichterhälfte haftet am freien Rande des dorsalen Alaschenkels; beide, ovariale Trichterhälfte und dorsaler Alaschenkel, bedecken das laterale Drittel der dorsalen Fläche des Eierstockes und setzen sich am Hilus ovarii fest.

Ovarialkapsel. Es findet sich ein geräumiger Sack; derselbe wird gebildet: ventral von der Ala vespertilionis, dorsal vom ovarialen Trichteranteil, dem oberen Gekröse und dem hinteren Anteil der Ala vespertilionis. Die ziemlich grosse Mündung der Kapsel ist, wie bei den katzenartigen Raubtieren dorsokranial eingestellt und wird kaudal vom Eierstocke und kranial vom Infundibulum begrenzt. Sie ist grösser als jene beim Hunde, aber kleiner als die Taschenmündung bei Bradypus. Die Ovarialkapsel stülpt sich, nebenbei bemerkt, auch lateral vom Eierstocke aus, ein Bewandtnis, das darauf zurückzuführen ist, dass der Ovidukt sich über das Ovarium hinaus lateralwärts fortsetzt und dann erst in den dorsalen Schlingenschenkel umbiegt.

Nach Eröffnung des Sackes findet man die vordere Wand des Tubentrichters frei in die Lichtung hineinragend.

An einem zweiten Exemplar von Phoca vitulina, dessen Genitale in situ erhalten ist, zeigt sich folgendes: Der Eierstock liegt knapp unterhalb der Niere; die hinzugehörende Arteria ovarica zieht von der Drüse quer hinüber zur Aorta. Die Muskulatur des vorderen Eierstockbandes lagert seitlich von der Niere und reicht bis an den Rippenansatz des Zwerchfelles empor.

Der Ursprungsanteil dieses Muskelstranges ist so breit als der Uterus lang ist, denn er strahlt fächerförmig in die Uterussubstanz aus. Das runde Gebärmutterband verläuft am Rande einer breiten, vom Ligamentum latum abzweigenden Peritoneallamelle.

Das glatte Ovarium sitzt fast unmittelbar am Uterushorne.

Die nicht über den Eierstock hinausreichende und kaum geschlängelte Tuba ist durch eine allerdings breite Eileiterfalte fixiert, doch zeigt sie nicht solch starke Entwickelung wie im ersten Falle. An dem grossen Infundibulum ist die dorsale Wand mächtig entfaltet, indes die ventrale Wand sich leistenartig verschmälert. Die hintere Trichterwand ist samt dem dorsalen Schenkel der Ala vespertilionis über den Eierstock gezogen und inseriert entsprechend dem Uteruspole der Geschlechtsdrüse an jenem Muskelstrange, der am Hilus ovarii vorbei dem vorderen Eierstockbande zueilt. An dieser Stelle haftet auch die uterine Ecke des Trichters, während die ovariale Ecke desselben entsprechend der Mitte des Hilus ovarii fixiert ist.

Die Ovarialkapsel ist viel enger an den Eierstock herangezogen, als im ersten Falle. Dies zeigt sich schon deutlich an der Begrenzung der Kapselmündung; dort eine ziemlich grosse Öffnung, begrenzt, ähnlich wie bei den katzenartigen Raubtieren, kranial vom Trichter, kaudal vom Ovarium; hier eine kleine Öffnung, begrenzt vom Trichter und vom Muskelstrange des vorderen Eierstockbandes. Diese Öffnung ist rechterseits etwa bohnengross, linkerseits dagegen viel kleiner. Im Hintergrunde der Öffnung erscheint ein Stück des Eierstockes. Die Wand der Ovarialkapsel wird gebildet: ventral von der Ala vesper tilionis, kranial von der Eileiterfalte, dorsal vom Fledermaus flügel und der breiten Trichterwand.

Seelöwe.

Uterus. Die Hörner des Uterus sind kräftig entwickelt.

Ovarium. Der Eierstock ist glatt und durch ein kurzes Ligament mit dem distalen Ende des Uterushornes verbunden. Die Muskulatur des Ligamentum latum zeigt eine kräftige Entfaltung und bildet im Anschlusse an den unteren Rand des Uterushornes ein mächtiges Muskelband. Von diesem Bande zieht eine strangförmige Portion hinter dem Hilus ovarii nach aussen und dürfte, der Analogie nach zu schliessen, sich in das vordere Eierstockband fortgesetzt haben.

Tuba. Der geschlängelte Eileiter biegt dorsalwärts um und verläuft mit dem hinteren Anteile der Ala vespertilionis gegen das Uterushorn zurück. Das obere Tubengekröse ist schmal, dafür aber der Fledermausflügel durch besondere Breite ausgezeichnet.

Der grosse Tubentrichter ist mit langen Fransen behängt und an der Schleimhautseite mit Leisten besetzt. Da das Infundibulum bis nahe an den Uterus gelangt, inseriert das ovariale Ende der ersteren nicht wie gewöhnlich am lateralen Eierstockpole, sondern innen am Ligamentum ovarii.

Ovarialkapsel. Es ist eine mit enger Mündung versehene Kapsel vorhanden, die im Vergleiche mit dem Volumen des Eierstockes eine excessive Entfaltung erfahren hat. Die Kapsel wird begrenzt, ventral von der Ala vespertilionis, kranial von dem oberen Tubengekröse, welches die Richtung der (kurzen) Tubenschlinge ausfüllt und dorsal wieder von dem Fledermausflügel, der in diesem Falle auch hinter dem Eierstocke, was Länge und Breite anlangt, eine sehr gute Entwickelung zeigt. Die Ala vespertilionis inseriert am Hilus ovarii und schiebt sich bis an das Ligamentum ovarii nach innen.

Die Mündung der Kapsel findet sich unmittelbar neben dem Uterushorne; die Öffnung ist sehr klein und wird ventral

vom Anfangsstücke des Eileiters, dorsal vom Ligamentum ovarii begrenzt. Durch die Öffnung hängt eine Franse in die Bauchhöhle hinein.

Nach Eröffnung der Kapsel erhält man nachstehendes Bild: Die ovariale Trichterecke erreicht mit dem hinteren Schenkel des Fledermausflügels das Ligamentum ovarii, beide passieren demnach sogar den Uteruspol des Eierstockes.

Der freie Rand des oberen Tubengekröses ist infolge des nahen Herangerücktseins des Trichters an den Uterus bezw. an das Anfangsstück des Eileiters äusserst verkürzt. An diesem verkürzten Rande endet die uterine Ecke des Trichters; beide Trichterecken sind demnach ganz nahe aneinander herangeschoben, während sie an der taschenförmigen Ovarialnische zumeist weit von einander abstehen.

Resumé. Phoca zeigt Verhältnisse, ähnlich denen, welchen wir bei Bradypus und bei Viverra begegnet sind. Die Mündung der Kapsel ist bei Phoca gross, beim Seelöwen klein. Bei diesem Tiere findet sich ein excessiv grosser Ovarialsack, der vorwiegend von dem Fledermausflügel gebildet wird. Das obere Tubengekröse beteiligt sich bloss an dem Aufbaue der kranialen Sackwand, da die Tubenschlinge kurz ist. Mit Ausnahme dieser umschriebenen Stelle gehört die übrige Sackwandung der Ala vespertilionis an.

Halbaffen.

Lemur (Species?).

Uterus. Zwischen den hörnerartigen Uteri spannt sich eine schmale, höckerige Peritonealplatte aus.

Ovarium. Das glatte Ovarium hängt an einem Bande, welches die hintere Fläche der Uterushörner quert und unterhalb der beschriebenen höckerigen Platte mit dem Ligamentum ovarii der Gegenseite verschmilzt.

Tuba. Der stark gewundene Eileiter umgreift von aussen her den Eierstock und geht in einen grossen Trichter über. Der Eileiter verläuft tief gelagert und bildet eine durch ein breites oberes Tubengekröse fixierte Schlinge. Die ovariale Hälfte des Infundibulums umgreift, von aussen kommend, die hintere Fläche des Eierstockes und inseriert an der lateralen Hälfte des Hilus. Der uterine Anteil des Infundibulums endet am freien Rande der Ala vespertilionis in einiger Entfernung von dem Uterus.

Ovarialtasche. Das Tubengekröse bildet eine ziemlich geräumige, dorsomedial geöffnete Tasche, in welcher die laterale Hälfte des Ovariums steckt.

Affen.

Orang.

Die Formation des Uterus und seiner Adnexa stellt sich ähnlich wie beim Menschen dar.

Der Uterus ist einfach, die Schleimhaut desselben nicht nur im Cervix wie beim Menschen, sondern auch im Fundus gefaltet, uud zwar handelt es sich vorwiegend um Längsleisten, die vom Cervix ausstrahlen.

Ovarium. Der relativ grosse Eierstock ist mit einem kurzen, aber dicken Ligament versehen. Auf der linken Seite ist der Uteruspol der Geschlechtsdrüse zu einem hanfkorngrossen accessorischen Eierstock isoliert.

Tuba. Der Ovidukt verläuft leicht geschlängelt und lagert am freien Rande der Ala vespertilionis. Eine fixierte Tubenschlinge existiert nicht, da das obere Tubengekröse fehlt.

Die Tuba wird im lateralen Stücke von mächtigen Fettmassen des Ligamentum latum umgeben.

Oberhalb und in einiger Entfernung vom Tubenpole des Ovariums findet sich der nicht reichlich gefranste, aber mit grosser

Öffnung mündende Tubentrichter. Derselbe erreicht den Eierstock nicht, zwischen beiden spannt sich vielmehr ein dickes Ligamentum infundibuloovaricum aus.

Die uterine Hälfte des Infundibulums erscheint verkürzt.

Ovarialtasche. Von einer peritonealen Tasche ist im Bereiche der Uterusadnexe nichts zu bemerken.

Hapale (Species?).

Uterus. Der Uterus ist einfach und dem des Menschen ähnlich.

Ovarium. Der Eierstock ist gross, liegt ganz frei und hängt an einem ziemlich starken Bande.

Tuba. Der Eileiter biegt mit seinem distalen Teil nicht dorsalwärts ab und endigt mit einem gefransten Trichter.

Eine Fimbria ovarica fehlt. Das obere Tubengekröse ist schmal.

Ovarialtasche. Zwischen dem schmalen oberen Tubengekröse und dem Fledermausflügel ist eine seichte Rinne etabliert, die keine nähere Beziehung zum Eierstock zeigt. Von einer Ovarialtasche ist demnach nur die Anlage vorhanden.

Cebus capucinus.

Uterus. Der Uterus ist einfach.

Ovarium. Der relativ grosse Eierstock hängt an einem kurzen, dicken Bande.

Tuba. Der lange Eileiter setzt sich über das Ovarium hinaus lateralwärts fort, bildet aber keine fixierte Tubenschlinge, zumal das obere Tubengekröse schmal ist.

Der seichte Tubentrichter zieht sich ovarialwärts in eine lange Eierstockfranse aus. Seine uterine Hälfte verläuft am freien Rande des oberen Tubengekröses eine Strecke weit gegen den Uterus.

Ovarialtasche. Eine Ovarialtasche fehlt; dies ist schon aus dem Grunde der Fall, weil, wie bemerkt, eine fixierte Tubenschlinge nicht vorhanden ist.

Cercocebus sinicus.

Uterus. Der Uterus ist einfach.

Ovarium. Der glatte Eierstock hängt an einem langen Ligamentum ovarii.

Tuba. Die geschlängelte Tuba ist in enge Windungen gelegt, die Tubenschlinge durch die schmale Eileiterfalte nicht genügend fixiert. Die ovariale Hälfte des Trichters inseriert links am Tubenpole des Eierstockes, während rechterseits zwischen beiden sich ein langes Ligamentum infundibulopelvicum einschaltet. Die uterine Hälfte des Trichters haftet am freien Rande der Eileiterfalte.

Ovarialtasche. Die Tubengekröse begrenzen eine seichte Nische, aus der der Eierstock leicht herausfällt.

Cercopithecus fuliginosus.

Uterus. Der Uterus ist einfach.

Ovarium. Der glatte Eierstock hängt an einem langen Bande. Ein vorderes Eierstockband ist in Form einer peritonealen Platte vorhanden; es erreicht aber die Niere nicht.

Tuba. Die Tuba verläuft stark geschlängelt weit über den Eierstock hinaus und biegt dann in den dorsalen Schlingenschenkel um. Die Tubenschlinge wird durch ein gut entwickeltes oberes Tubengekröse fixiert. Das Infundibulum ist lang, seine ovariale Hälfte haftet am lateralen Rande der Ala vespertilionis, die uterine Hälfte am freien Rande des oberen Tubengekröses. Die ovariale Tubenecke inseriert breit am Tubenpole des Eierstockes, die uterine Ecke erreicht den Uterus nicht.

Ovarialtasche. Die Tubengekröse bilden eine dorsomedial weit geöffnete Tasche mit einer seitlich über den Eierstock hinausgreifenden Bucht. Die Tasche verhüllt nur die ventrale Wand und den Tubenpol des Eierstockes. Die Bucht kann nicht über den Eierstock gezogen werden.

Das runde Gebärmutterband liegt am Rand eines eigenen, vom Ligamentum latum abzweigenden Gekröses.

Cercopithecus (Spezies?).

Uterus. Der Uterus ist einfach.

Ovarium. Der kleine Eierstock ist an einem langen Bande befestigt.

Tuba. Der Eileiter verläuft nicht so hoch gelagert als bei anderen Affen. Infolgedessen ist die Ala vespertilionis schmal, dagegen erreicht das obere Tubengekröse eine beträchtliche Breite.

Das laterale Endstück der Tuba biegt in weitem Bogen dorsalwärts ab, und die Tubenschlinge wird durch das obere Eileitergekröse fixiert.

Der kleine Tubentrichter verbindet sich mittelst seiner ovarialen Hälfte mit dem Tubenpole des Eierstockes, während die uterine Hälfte des Infundibulums eine Strecke weit dem freien Rande des oberen Tubengekröses folgt.

Ovarialtasche. Es findet sich eine, namentlich lateral vom Eierstocke ausgedehnte, dorsomedial weit geöffnete, peritoneale Tasche, aus welcher das Ovarium leicht herausfällt. Die Tasche wird gebildet, ventral und lateral von der Ala vespertilionis, dorsal und kranial von dem oberen Tubengekröse.

Rhesus nemestrinus.

Uterus. Die Form des Uterus stimmt mit der des menschlichen überein.

Ovarium. Der grosse Eierstock steht vermittelst eines breiten muskulösen Bandes mit der Gebärmutter in Verbindung.

T u b a. Der Eileiter ist leicht geschlängelt und bildet eine durch das breite obere Tubengekröse fixierte Schlinge. Der Trichter setzt sich am freien Rande des oberen Tubengekröses weit gegen den Uterus hin fort, während das ovariale Ende des Infundibulums an dem lateralen Pole des Eierstockes inseriert.

O v a r i a l t a s c h e. Es ist seitlich vom Ovarium eine dorsomedial weit geöffnete Tasche vorhanden. Rechterseits ist die Tasche sehr eng, weil die Tubenschlinge spitzwinkelig gebogen erscheint; aus diesem Grunde gelingt es nicht, das Ovarium in die peritoneale Tasche zu stecken. Linkerseits, wo die Tubenschlinge in flachem Bogen verläuft, ist die Tasche geräumig und vermag das Ovarium zu decken.

An einem zweiten Exemplare fanden sich ganz ähnliche Verhältnisse; nur war beiderseits die Ovarialtasche genügend weit, um die Geschlechtsdrüse aufzunehmen.

Ateles arachnoides.

U t e r u s. Der Uterus ist einfach.

O v a r i u m. Der Eierstock ist lang, schmal, elliptisch geformt und mit einem strangförmigen Ligament versehen.

T u b a. Die kurze Tubenschlinge wird durch ein breites oberes Gekröse fixiert und endet lateral mit einem kurzen, flachen, aber nichtsdestoweniger reich gefransten Trichter. Die ovariale Hälfte des Trichters ist sehr breit und inseriert an einem dicken Ligamentum infundibuloovaricum. Die uterine Hälfte haftet am freien Rande des oberen Tubengekröses.

O v a r i a l t a s c h e. Es ist eine peritoneale Tasche vorhanden, die ventral von der Ala vespertilionis, kranial vom oberen Tubengekröse, dorsal von diesem und dem hinteren Schenkel des Fledermausflügels gebildet wird. Das Ovarium steckt nicht in dieser Tasche.

Mycetes seniculus.

Uterus. Der Uterus ist einfach.

Ovarium. Der Eierstock zeichnet sich durch Grösse aus; sein Band ist so kurz, dass die Drüse förmlich der Seitenwand des Uterus aufsitzt. Das Ovarium überragt nach oben hin das Ligamentum latum, und bietet dadurch eine Topik dar, wie sie für den Menschen im embryonalen Zustande charakteristisch ist.

Tuba. Der kurze Eileiter reicht ein wenig über den Uterinpol des Eierstockes hinaus, und biegt dann dorsalwärts ab. Die Tubenschlinge wird durch ein breites oberes Tubengekröse fixiert.

Der Eileitertrichter, dessen Schleimhautfläche mit Leisten besetzt erscheint, haftet einerseits vermittelst eines Ligamentum infundibuloovaricum am Tubenpole des Eierstockes und inseriert andererseits mit der uterinen Hälfte am freien Rande des oberen Tubengekröses.

Ovarialtasche. Zwischen den beiden Eileitergekrösen ist eine seichte Tasche etabliert. Die Nische ist seicht, weil der hintere Tubenschenkel kurz ist. Wegen dieser Beschaffenheit zeigt die Nische keine Beziehung zum Eierstock.

Resumé. Unter den von mir untersuchten Affenarten zeigen sich nachstehende Verhältnisse im Bereiche des Eierstockes:

a) Die Anatomie der Uterusadnexe verhält sich ungefähr so wie die des Menschen, d. h. die Tubenschlinge ist nicht fixiert und das obere Tubengekröse sowie die Ovarialtasche fehlen (Orang).

b) Die Tuba formiert keine Schlinge, es fehlt eine Ovarialtasche, aber das obere Tubengekröse ist vorhanden (Hapale, Cebus).

c) Eine Tubenschlinge existiert, und die beiden Gekröse des Eileiters bilden eine dorsomedial weit geöffnete Tasche, in der ein Teil des Ovariums steckt, sich aber aus derselben leicht herausholen lässt (Cercopithecus).

d) Tubenschlinge und Ovarialtasche verhalten sich wie im vorigen Falle, aber die Geschlechtsdrüse ist nicht in der Tasche enthalten (Ateles, Mycetes).

e) Es kann vorkommen, dass infolge von spitzwinkeligem Verlaufe der Tubenschlinge die Tasche zu klein ist, um das Ovarium aufnehmen zu können. Dies wurde in einem Falle bei Rhesus nemestrinus auf der rechten Seite beobachtet.

f) Eine bemerkenswerte Gestaltung bietet der Tubentrichter bei Cebus und beim Orang dar. Es ist nämlich nur die ovariale Hälfte gut entwickelt, während die uterine Hälfte sich bloss auf eine mehr oder minder breite Umrandung des Ostium abdominale tubae reduziert hat. Von dem Stück, welches sich, dem Rande des oberen Tubengekröses anschliessend, oft bis an den Uterus erstreckt, fehlt der grössere Anteil.

Es finden sich demnach bei den Affen, die bei den Quadrupeden vorkommenden Formen, daneben aber auch die für den Menschen charakteristische Form. Mit dem Ausfalle des oberen Tubengekröses kombiniert sich eine Rückbildung des von diesem Gekrösstücke getragenen Trichteranteiles.

Gesamt-Resumé.

Überblickt man die Resultate der einzelnen Zusammenstellungen des kasuistischen Teiles, so ergiebt sich zunächst, dass hinsichtlich der peritonealen Bildungen in der Umgebung des Eierstockes die einfachsten Verhältnisse beim Menschen und beim Orang vorliegen. Auch für den Schimpansen dürfte Ähnliches Geltung haben, da in einer von Hoffmann herrührenden, genauen Beschreibung des weiblichen Genitales von Troglodytes niger von Ovarialtaschen nicht die Rede ist. Ob beim Gorilla und bei Hylobates Ovarialtaschen vorhanden sind, ist mir nicht bekannt.

Hinsichtlich des Geschlechtsorganes der Frau haben wir gesehen, dass der Eileiter eine Schlinge mit längerem ventralen und kürzerem dorsalen Schenkel formiert. Der kurze Schenkel umfasst den Tubenpol der Geschlechtsdrüse und schmiegt sich der medialen Fläche derselben an. An der Ala vespertilionis wird das Gleiche beobachtet; mit dem dorsalen Schenkel des Oviduktes ist ein entsprechender Anteil des Fledermausflügels über die mediale Eierstockfläche einwärts gezogen. Die eben genannte Fläche des Ovariums wird der Länge der Ala vespertilionis nach wechselnd mehr oder minder vollständig verdeckt. Da nun die laterale Eierstockfläche dem ventralen Schenkel des Fledermausflügels anliegt, so erscheint die Geschlechtsdrüse in die letztgenannte Bauchfellplatte eingewickelt.

Weder die Schlingenform der Tuba, noch die Faltung der Ala vespertilionis sind durch Apparate gesichert, daher gelingt es leicht, beide, nämlich die Schlinge des Eileiters sowohl wie die des Fledermausflügels zu lösen, d. h. erstere in ein geradliniges Rohr, letztere in eine platte Membran umzuwandeln.

Von einer Bursa ovarii der Frau zu sprechen, wie dies His (26) und Rauber (27) gethan haben, ist nicht ratsam, denn der Terminus Bursa ovarii stammt aus der vergleichenden Anatomie und involviert eine Formation des Bauchfelles, von welcher bei der Frau nichts zu bemerken ist. Auch ist, wie wir gleich sehen werden, als erstes Erfordernis für die Bildung einer Bursa ovarii, die Gegenwart des oberen Tubengekröses notwendig, einer Memban, von welcher beim Menschen auch nicht die Spur vorhanden ist.

Bei Cebus, Hapale, Coelogenys ist, trotzdem sich bereits ein oberes Tubengekröse vorfindet, von einer Ovarialtasche noch nicht viel zu sehen, da die schmale Eileiterfalte die Tubenschlinge nicht genügend zu fixieren vermag. Zwischen den beiden Tubengekrösen ist als erste Anlage einer Ovarialtasche bloss

eine seichte peritoneale Nische etabliert, die lange nicht tief genug ist, um den Eierstock beherbergen zu können.

Eine tiefere Ovarialtasche tritt erst auf, wenn das obere Tubengekröse eine gute Ausbildung erfahren hat (bei Monotremen, Edentaten, Nagern, Carnivoren, Ungulaten und Affen). Das breit gewordene obere Gekröse fixiert die Tubenschlinge, deren Lichtung die Platte ausfüllt. Die Tasche wird begrenzt: ventral von dem ventralen Schenkel des Fledermausflügels, dorsal von dem oberen Tubengekröse, bezw. auch von dem hinteren Schenkel der Ala vespertilionis. Die Taschenöffnung ist dorsomedial eingestellt und gross; gewöhnlich eben so gross, als der freie Rand des oberen Gekröses lang ist. Den Eingang in die Tasche begrenzt auch das Infundibulum, dessen ovariale Hälfte dem freien Rande des hinteren Alaschenkels aufsitzt, während die uterine Hälfte des Trichters seiner Grösse nach wechselnd, bald eine kleine, bald eine grosse Strecke des Randes der Eileiterfalte einnimmt und in einzelnen Fällen bis ganz nahe an den Uterus medianwärts sich verlängert. Sind die Wände des Trichters breit, so kann die dorsale derselben zur Bildung der hinteren Taschenwand herangezogen werden. Sehr schön ist dies beim Schwein zu sehen, dessen excessiv gross gewordene dorsale Trichterwand den medialen Anteil der dorsalen Taschenwand formiert.

Die Ovarialtasche hält sich nicht genau an die Grenzen des Eierstockes, sondern ist häufig seitlich von dieser Drüse ausgebuchtet. In einzelnen Fällen lässt sich das Vorkommen der seitlichen Bucht leicht erklären, und zwar dann, wenn der ventrale Tubenschenkel über den Tubenpol des Eierstockes mehr oder minder weit hinausgreift, um erst jetzt in den dorsalen Tubenschenkel umzubiegen. So stellen sich z. B. die berührten Verhältnisse beim Rind dar. Ist die Tubenschlinge kurz, dann greift sie nicht über das Ovarium hinaus; diesfalls fehlt zumeist die Seitenbucht der Tasche (Ateles, Mycetes, Bergesel,

die meisten katzenartigen Raubtiere). Solche Seitenbuchten der Ovarialtasche treten aber auch auf, ohne dass der Eileiter über den Eierstock hinausgewachsen wäre. Dies lässt sich, um ein Beispiel zu nennen, beim Murmeltier beobachten.

In der Ovarialtasche findet man gewöhnlich das Ovarium, häufig auch noch die ventrale Wand des Trichters.

In einer modifizierten Form repräsentiert sich die Ovarialtasche bei einigen katzenartigen Raubtieren (wie z. B. beim Tiger und beim Löwen), ferner bei Phoca, beim Stachelschwein und beim Biber, bei welchen, den letzteren ausgenommen, der Eierstock förmlich dem Uterushorne aufsitzt, da das Ligamentum ovarii aufs äusserste verkürzt erscheint. Es ist selbstverständlich, dass die Verkürzung des eben genannten Bandes auch mit einer Verkürzung des oberen Tubengekröses einhergeht. Indem nun das mediale Ende des verkürzten Gekröses unmittelbar neben dem Eierstockansatze am Uterus inseriert, wird der freie Saum des oberen Tubengekröses näher an den Eierstock herangezogen, als dies bei der früher beschriebenen Form der Fall ist. An diesem Rande haftet der Eileitertrichter, welcher, bei diesen Tieren durch besondere Länge ausgezeichnet, von dem Tubenpole des Eierstockes bis an den Uterus reicht. Die Mündung der Tasche ist nicht dorsomedial, sondern dorsokranial eingestellt. Die Länge der Taschenmündung stimmt mit jener des Eierstockes überein.

Die Grösse anlangend, schmiegt sich die Tasche dem Eierstocke enger an, als dies bei der früher abgehandelten Form wahrgenommen wurde; und zwar schon deshalb, weil eine Seitenbucht gewöhnlich nicht vorhanden ist. Die Tuba, welche klein ist und nicht über das Ovarium lateralwärts hinausgreift, formiert eine flache Schlinge. Die Nische, welche die beiden Tubengekröse bilden, umgreift von der ventralen Seite her den freien Rand der Geschlechtsdrüse und lässt gewöhnlich die dorsale Fläche dieses Organes frei.

Ein weiterer Fortschritt in der Umklammerung des Eierstockes von Seiten der peritonealen Tubengekröse wird beim Bradypus, beim Kaninchen und bei der Hyäne beobachtet, bei welchen die ovariale Hälfte des Tubentrichters, ihre Insertion an dem Tubenpole des Eierstockes aufgebend, mitsamt dem dorsalen Schenkel des Fledermausflügels den Tubenpol der Geschlechtsdrüse umgreift und eine Strecke weit die dorsale Fläche des Ovariums bedeckend medialwärts wandern, um irgendwo an der dorsalen Kante des Hilus ovarii zu inserieren. Dieser Form begegnet man bei Tieren, deren Ovarium an einem Ligamente hängt, sowie bei Tieren, wo das Ovarium direkt an das Uterushorn herangeschoben erscheint. Ersteres trifft zu bei Bradypus, letzteres beim Hund. Beim Hund ist der freie Rand des oberen Tubengekröses verkürzt, desgleichen die Mündung des Sackes, zumal der Abstand zwischen Eierstock und Uterus infolge der Verkürzung des Ligamentum ovarii abgenommen hat, und die ovariale Tubenecke medial an der dorsalen Seite des Hilus ovarii inseriert. Der Sack umgreift daher die Drüse, soweit ihre Oberfläche Keimepithel trägt. Frei ist nur der breite Hilus.

Bei Bradypus ist die dorsale Wand der Ovarialtasche schon so weit über den Eierstock gezogen, dass dieser fast vollständig eingehüllt erscheint. Damit ist die extremste Form der Taschenbildung gleichwohl noch nicht erreicht, denn sowohl bei Bradypus als bei der Hündin sieht man im Hintergrunde der Taschenmündung Stücke des Eierstockes freiliegen. Wenn aber, wie dies z. B. für den Seelöwen zutrifft, die ovariale Hälfte des Tubentrichters mit dem hinteren Schenkel der Ala vespertilionis vorhangartig über die ganze mediale Fläche des Ovariums gezogen wird, so dass in dem kurzen Zwischenraume zwischen der Drüse und dem Uterus beide Trichterecken zusammenkommen, dann wandelt sich die Tasche förmlich in eine Kapsel um. Der freie Rand des oberen Tubengekröses erscheint auf das äusserste verkürzt, und die Kapselmündung wird begreiflicherweise in eine enge

Lücke umgewandelt, die hart am Uterus ihren Platz angewiesen erhält.

Ähnliche Verhältnisse liegen vor bei Procyon lotor und beim Löffelhund.

Endlich fehlt bei anderen Tieren, wie z. B. bei Dipus aegyptius jedwede Öffnung an der Kapsel, in welchem Falle der Ovarialsack vollständig vom peritonealen Sack abgeschnürt erscheint.

Die Ovarialtasche unterscheidet sich demnach in den meisten Fällen von der Ovarialkapsel durch folgende Merkmale: Bei der Tasche sind lang: das Ligamentum ovarii und der freie Rand der Eileiterfalte. Die ovariale Ecke des Tubentrichters haftet am uterinen Pole der Geschlechtsdrüse und die Taschenmündung ist sehr gross. Bei der Kapsel sind kurz: Das Ligamentum ovarii und die Eileiterfalte, insbesondere deren freier Rand. Die ovariale Ecke des Trichters inseriert nicht am Eierstock, sondern am Uterus.

Betrachtet man die bisher beschriebenen Formen von peritonealen Bildungen, so zeigt sich, dass die eine Form nur die höhere Entwickelung der anderen repräsentiert. An dem einen Ende der Entwickelungsreihe steht die für den Menschen charakteristische Form, wo infolge des Fehlens eines oberen Tubengekröses eine Ovarialtasche noch gar nicht existiert, am anderen Ende die für den Seelöwen und andere Tiere charakteristische Form, wo beide Tubengekröse so vollständig über den Eierstock gezogen sind, dass dieser in eine Kapsel zu liegen kommt. Zwischen den beiden Extremen sind als Übergänge zu verzeichnen die Formen, wo die Taschenbildung, wie bei Coelogenys, wegen Schmalheit des oberen Tubengekröses ein sehr primitives Verhalten ausweist, weiters die Taschenbildung beim Rind, wo das breit gewordene obere Tubengekröse mit der Ala vespertilionis schon eine tiefe Tasche zusammensetzt und endlich jene Form, bei welcher (Bradypus) die Ala vespertilionis bereits eine Strecke

weit über die mediale Eierstockfläche gezogen ist. Von dieser Form fehlt nur mehr ein Schritt zur Kapselbildung.

Als Modifikationen der einfachen Taschenbildung sind aufzufassen: die Form beim Schwein, wo infolge von excessiver Entfaltung des Tubentrichters die dorsale Trichterwand hervorragenden Anteil an der Bildung der Tasche nimmt, ferner die Form der katzenartigen Raubtiere, bei welchen, wegen des Herangerücktseins des Eierstockes an den Uterus das verkürzte obere Tubengekröse näher an den Eierstock herangezogen erscheint und mit demselben einen dorsokranial gerichteten Spalt formiert, der in die Tasche hineinführt.

Wir hätten demnach, die Übergangsformen und Modifikationen der Tasche mit einbezogen, nachstehende Formen zu unterscheiden:

1. Eine seichte Nische zwischen den Tubengekrösen, die das Ovarium nicht zu umfassen vermag.
2. Die Ovarialtasche mit Beteiligung der dorsalen Trichterwand an der Bildung der Tasche.
3. Die Ovarialtasche ohne Beteiligung der dorsalen Trichterwand an der Bildung der Tasche.
4. Die Ovarialkapsel mit Mündung gegen den Bauchraum.
5. Die vollständig abgeschlossene Ovarialkapsel.
6. Übergangsformen zwischen 3. und 4.

Damit aber ist die Reichhaltigkeit der bezeichneten Bildungen noch nicht erschöpft. So bieten die Halmaturusarten im Bereiche des Eierstockes Verhältnisse ganz eigentümlicher Art dar. Bei diesen ist wegen Schmalheit des oberen Tubengekröses die Eileiterschlinge nicht genügend fixiert. Eine peritoneale Tasche ist vorhanden, sie zeigt jedoch keine nähere Beziehung zum Eierstocke, wohl aber der grosse Trichter, dessen ovariale Trichterhälfte das Ovarium umklammert. Die Trichterränder umgreifen den Hilus ovarii, indem der eine der ventralen, der

andere der dorsalen Seite des Hilus ovarii folgt und daselbst auch inseriert. Das Infundibulum umgiebt daher, vergleichbar einem breiten Kragen, die Geschlechtsdrüse. Diese ist bleibend in die Lichtung des Trichters aufgenommen, dessen breite Wände das Ovarium einhüllen. Auch beim Wombat findet sich eine ganz eigentümliche Form. Hier ist nämlich jederseits der Uterus mit dem Bauchfelle der hinteren Rumpfwand verwachsen. Durch diese Verwachsung sind seitliche Anteile des peritonealen Sackes zu Nischen umgebildet worden, die nur medial in das Cavum peritoneale münden; in diesen Nischen stecken jederseits der Eierstock, der Eileiter und das obere Tubengekröse.

Beim Bergesel und bei Equus strigipes verhalten sich der Trichter und das obere Tubengekröse sehr eigentümlich. Der Abschnitt des oberen Tubengekröses, welcher die uterine Hälfte des Trichters trägt, inseriert gleich der ovarialen Infundibulumecke am Tubenpole des Eierstockes. Aus diesem Verhalten folgt, dass der Trichter, völlig von der Ovarialtasche abgewendet, frei in den Bauchraum hineinragt, ferner eine gewisse Enge der Tasche und ihres Zuganges, so dass auch der Eierstock ausserhalb der Tasche lagert.

Echidna und Dipus zeigen keine so barocken Formen. Bei ersterer handelt es sich bloss darum, dass in die Ovarialtasche der Eierstock einem durch Breite vorgezeichneten Mesoovarium aufsitzt und dadurch die Tasche eine beträchtliche Tiefe erhält.

Bei Dipus scheint der Eierstock zwischen den Platten des Mesometron eingeschlossen zu sein, doch ist es wahrscheinlich, dass diese Form in die Gruppe der Fälle mit komplet geschlossener Ovarialkapsel einzureihen ist.

Diesfalls würden, alle Formenübergänge und Modifikationen mitgezählt, nach dem nur vorliegenden Materiale zehn Formen von Ovarialtaschen zu

verzeichnen sein. Berücksichtigt man noch das Verhalten beim Menschen, so erhält man elf verschiedene Formen des Bauchfelles im Bereiche des Eierstockes. Schliesslich bemerke ich noch, dass die Ovarialtaschen und Ovarialkapseln im trächtigen Zustande des Tieres sich wesentlich zu vergrössern scheinen.

Betrachten wir nun, in welcher Weise sich die einzelnen Formen auf die verschiedenen Ordnungen der Säugetiere verteilen, so finden wir: für die

Monotremen zwei Formen und zwar:

a) eine geräumige Tasche, zu deren Vertiefung das breite Mesovarium beiträgt,

b) eine Nische zwischen den Tubengekrösen;

Marsupialier drei Formen, und zwar:

a) die dorsomedial geöffnete Tasche,

b) den Eierstock im Trichter steckend,

c) den Eierstock in einer Seitennische des peritonealen Raumes untergebracht;

Edentaten zwei Formen, und zwar:

a) die dorsomedial geöffnete Tasche,

b) die Form, bei welcher die Tasche auch schon teilweise über die dorsale Eierstockfläche gezogen erscheint;

Nager vier Formen, und zwar:

a) die mit fehlender Taschenbildung,

b) die Tasche mit dorsokranial gerichteter Mündung,

c) die Form, bei welcher die Tasche teilweise auch schon über die dorsale Eierstockfläche gezogen ist,

d) eine vollständig geschlossene oder mit kleiner Mündung versehene Ovarialkapsel;

Carnivoren fünf Formen, und zwar:

a) die dorsokranial geöffnete Tasche,

b und c Übergangsformen zur Form a, bei welchen das Ovarium mehr frei liegt;

d) die Tasche, welche auch schon eine Strecke weit über die dorsale Eierstockfläche gezogen ist.

e) die Ovarialkapsel;

Ungulaten drei Formen, und zwar:

a) die dorsomedial geöffnete Tasche,

b) die Tasche, bei der die Trichterwand hervorragenden Anteil an dem Aufbaue der hinteren Taschenwand nimmt,

c) die Anomalie, bei welcher beide Trichterecken am Tubenpole des Eierstockes inserieren und gleich dem Ovarium keine Beziehung zur verengten Tasche zeigen;

Pinnipedia zwei Formen, und zwar:

a) die dorsokranial geöffnete Tasche, welche aber teilweise auch schon die dorsale Eierstockfläche verdeckt,

b) die Ovarialkapsel.

Halbaffen. Es wurde nur ein Tier untersucht, welches eine dorsomedial geöffnete und eine Strecke weit auch schon über die dorsale Fläche des Eierstockes gezogene Tasche führt.

Affen drei Formen, und zwar:

a) keine Tasche, Verhalten ähnlich wie beim Menschen,

b) keine Tasche, aber das obere Tubengekröse ist vorhanden.

c) dorsomedial geöffnete Tasche.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass innerhalb einer jeden Ordnung (von den Halbaffen muss ich allerdings absehen, da nur ein Lemur (Species?) untersucht wurde), mehr als eine Form von Ovarialtaschen vorkommt, und dass wieder ein und dieselbe Form innerhalb mehrerer Ordnungen beobachtet wird. Am wenigsten variieren die in Rede stehenden peritonealen Bildungen innerhalb der Ordnung der Huftiere.

Es kann demnach strenge genommen von für die einzelnen Ordnungen charakteristischen Formen nicht die Rede sein. Wohl aber sind manche Familien durch bestimmte nur ihnen eigene Gestaltung der Ovarialtaschen so gut charakterisiert, dass

es Kennern nicht schwer fallen wird, die richtige Bestimmung zu treffen.

Da nun die gleichen Formen innerhalb weit voneinander abstehender, keine nähere Verwandtschaft zeigender Ordnungen auftreten, so sind die gleichen Bildungen wohl als Konvergenzerscheinungen aufzufassen.

Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, dass die beschriebenen Einrichtungen insoferne Hilfsapparate der Ovulation darstellen, als sie den Eintritt des Eichens in die Tuba erleichtern. Hierbei scheint die Schlingenform der Tuba eine wichtige Rolle zu spielen, zumal wir ja sehen, dass bei den meisten Tieren die Schlinge, durch welche der Trichter in die Richtung des Eierstockes eingestellt wird, durch eine peritoneale Bildung fixiert ist. In welcher Weise die verschiedenen peritonealen Formationen im Bereiche des Eierstockes die Wanderung des Eichens gegen den Uterus fördern, kann zur Zeit nur im allgemeinen besprochen werden. Durch die Etablierung von Ovarialtaschen gestalten sich die Bedingungen für den Übertritt des Eichens ziemlich günstig, und dies ist, wegen der Sicherheit der Befruchtung bei Tieren mit grossen Intervallen zwischen den einzelnen Ovulationsperioden auch notwendig. Ferner wird durch die Ovarialkapsel der peritoneale Bereich des Eierstockes von dem grossen Bauchfellsacke emanzipiert. Dies erweckt den Gedanken, dass es auch darauf ankommt, den Eierstock von den Nachbarorganen (Darmschlingen), welche die Funktion des Eierstockes stören könnten, zu isolieren. Wir finden, beim Menschen, dem wegen des Ausfalles eines oberen Tubengekröses die Ovarialtasche fehlt, auf die Art ein Surrogat geschaffen, dass der Eierstock in den Fledermausflügel eingewickelt erscheint. Eine Ausnahme macht, falls keine individuelle Varietät vorliegt, der Bergesel, bei welchem selbst diese Form von Einscheidung des Ovariums fehlt.

So weit dürfte die physiologische Bedeutung der Ovarialtaschen richtig beurteilt worden sein. Schwierigkeiten be-

reitet dagegen die Frage, welche ursächlichen Momente die verschiedenen Formen bedingen, ja es fehlt zur Zeit überhaupt an einer Handhabe, dieser Frage näher zu rücken.

Ähnlich verhält es sich bezüglich der wechselnden Länge und Form der Tuba. Für die Überleitung des Eichens in den Uterus wäre ein kurzer, gestreckter Ovidukt das geeignetste Mittel. Die Abweichung von dieser Form dürfte mit der für die einzelnen Tiere verschiedenen Lebensfähigkeit des Samens in Zusammenhang stehen.

Entwickelung der Ovarialtaschen.

Die Reichhaltigkeit von Hilfsapparaten der Ovulation in Form von Taschen, Kapseln und anderen Bildungen bei Tieren, gegenüber den einfachen, peritonealen Verhältnissen im Bereiche des Ovariums beim Menschen, regt zur Behandlung der Frage an, welche Bildung wohl der ursprünglichen Form am nächsten stehen mag. Da bei den Tieren Übergangsformen von dem einfachen zum komplizierten Verhalten existieren, stand zu erwarten, dass diesbezügliche embryologische Untersuchungeu zu gleichem Ergebnis führen würden; in der That ist dies der Fall.

In der Literatur ist die hier aufgeworfene Frage gerade nicht häufig behandelt worden. Die ausführlichsten Angaben liegen über das Pferd vor, dessen Anatomie der Geschlechtswerkzeuge namentlich von L. Born sehr genau behandelt wurde. Dieser Autor äussert sich über die Entwickelung des Ovariums und seiner Umgebung in nachstehender Weise: „Während bei allen Haustieren das Ovarium die Gestalt einer Bohne hat, an deren Hilus die Gefässe ein- und austreten, die Befestigung durch das Ligamentum latum stattfindet und die Ovula auf der ganzen konvexen Fläche des Eierstockes austreten, verhält es sich beim ausgewachsenen Ovarium des Pferdes in manchen Stücken ge-

rade umgekehrt. Dasselbe erscheint umgekehrt bohnenförmig, so dass das Ligamentum latum am konvexen Rand sich befestigt, an dem auch die Gefässe ein- und austreten. Fast die ganze Oberfläche ist mit einem dicken Überzuge der Serosa versehen. Die Ovula können nur an einer kleinen, von Leisering zuerst beschriebenen Grube in der Nähe des gefransten Randes nach aussen gelangen.“ Die Ovarien der Pferdeembryonen zeigen nicht wesentliche Unterschiede von denen anderer Embryonen, da die eigentümliche Entwickelung der Ovarien, besonders das Einschliessen derselben in den Peritonealüberzug extrauterin vor sich geht.

Das Ovarium eines 10 Monate alten Pferdefoetus ist eiförmig, die mediale Fläche der Eileiterfalte begrenzt mit der lateralen des Eierstockes die seichte „Ovarialtasche“. Am 47 Stunden alten Fohlen ist das Ovarium bedeutend kleiner, das 33 Tage alte Fohlen besitzt ein walzenförmiges, das 51 Tage alte Fohlen ein kahnförmiges Ovarium. Die an den Ovarialpolen fixierten Teile (Infundibulum, Ligamentum ovarii) haben sich über die konkav gewordene Keimplatte erhoben. Am 62. Tage post partum ist die Kahnform noch schärfer ausgeprägt. Am 1 Jahr alten Fohlen nähert sich die Form des Eierstockes mehr der einer Kugel; an Stelle der früher konkaven Keimplatte findet sich eine rundliche Grube. Das Ligamentum ovarii und das Infundibulum haben sich einander noch mehr genähert, die mit Serosa bekleideten Seitenflächen ragen wulstartig über die Vertiefung vor.

Am Eierstock des erwachsenen Pferdes sind die früher durch die Keimplatte getrennt gewesenen Ovarialpole ganz nahe aneinander gerückt; an Stelle der Keimplatte, die früher eine freie Fläche des Eierstockes darstellte, findet sich nur ein kleines Grübchen, das ringsum von der Serosa umschlossen, kaum einer feinen Sonde den Eintritt gestattet. Indem die Keimplatte sich verkleinert und vertieft, wird sie vom Ovarium um

wachsen, bis schliesslich nur das Grübchen übrig bleibt. Das Grübchen repräsentiert die Stelle des Eierstockes, an welcher die Ovulation sich abspielt. Die so häufig beobachtete Unfruchtbarkeit von Stuten mag zum Teil dadurch bedingt sein, dass die erwähnte Ovulationsgrube vollständig von narbenähnlichem Serosagewebe verschlossen wird (Born).

Die von Born gegebenen Abbildungen sind gut ausgefallen.

Für die Bildung der Ovarialtaschen geht aus der Schrift Born's hervor, dass schon ein 10 Monate alter Pferdefoetus eine seichte Ovarialtasche besitzt.

W. Waldeyer bemerkt kurz, dass die Eierstocktasche eine sekundäre Bildung darstelle. Ferner ist die Angabe Kook's anzuführen, nach welcher bei Lutra das Bauchfell sekundär den Eierstock umwächst.

Im Gegensatze zu Waldeyer's und Kook's Resultaten steht Nagel's Anschauung, nach der das Vorhandensein einer Ovarialtasche als primäre Bildung und die einfache Form, wie sie der Mensch zeigt, als Rückbildung anzusprechen ist.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf Embryonen von nur wenigen Tieren (Hund, Löwe, Kaninchen, Meerschweinchen, Hirsch, Pferd, Schwein und Delphin), doch giebt schon dieses Material über die Bildungsweise der Eierstocktaschen zufriedenstellende Aufschlüsse. Ich führe zunächst in kurzer Beschreibung die einzelnen Fälle vor.

Hund.

(Taf. LXIII Fig. 17.)

72 mm langer Embryo. Der Eierstock liegt ganz frei und verbindet sich vermittelst eines langen Ligamentum ovarii mit dem Uterus.

Vom kranialen Eierstockende zieht, den Seitenrand der Niere überschreitend, das vordere Eierstockband gegen das Zwerchfell empor.

Der Eileiter liegt lateral und kaudal vom Ovarium, reicht bis an den kranialen Pol der Geschlechtsdrüse und ist kaum gebogen.

Der Fledermausflügel ist deutlich entwickelt und an die Rumpfwand angelegt.

Die Anlage eines oberen Tubengekröses verrät sich durch einen zarten, äusserst schmalen Saum, der dem oberen Rande des Eileiters aufsitzt.

Von einer Ovarialtasche ist keine Spur vorhanden.

104 mm langer Embryo. Taf. LXIV Fig. 18. Der Eierstock liegt frei und hängt an einem deutlich entwickelten Ligamentum ovarii.

Das vordere Eierstockband ist vorhanden.

Der Eileiter liegt lateral vom Ovarium, von diesem ventralwärts überragt. Das Trichterende ist gebogen und legt sich um den kranialen Eierstock herum.

Das obere Tubengekröse ist in Form eines schmalen Streifens ausgebildet und begrenzt mit der der Rumpfwand anliegenden Ala vespertilionis eine Rinne.

Von einer Eierstocktasche ist noch nichts zu sehen.

Ausgetragenes Tier. Taf. LXIV Fig. 19. Die hintere Fläche des Eierstockes liegt frei.

Das Ligamentum ovarii ist bereits derart verkürzt, dass die Geschlechtsdrüse an das laterale Ende des Uterushornes grenzt.

Das vordere Eierstockband ist deutlich entwickelt.

Der Eileiter verläuft aufsteigend in grossem Bogen und zieht mit einem kurzen hinteren Schenkel des Fledermausflügels um den kranialen Ovarialpol herum; beide inserieren aber schon dorsal am Hilus ovarii. Das obere Tubengekröse ist bereits schön entwickelt. Es ist eine Ovarialtasche vorhanden, welche die ventrale Fläche und den kranialen Pol des Eierstockes enthält.

Die Mündung der Tasche ist aber gross, desgleichen der Trichter, dessen uterine Hälfte am freien Rande des oberen Tubengekröses sich weit gegen den Uterus fortsetzt. Den oberen Rand der Öffnung bildet der Trichter mit einem Stücke des oberen Tubengekröses, den unteren Rand die dorsale Partie des Eierstockes.

Die Form der Tasche gleicht in diesem Stadium der für Viverra im ausgebildeten Zustande zutreffenden. Ferner ergiebt sich, dass die für den ausgewachsenen Hund charakteristische Form der Ovarialkapsel, sich erst post partum ausbildet, desgleichen, dass auch der Anschluss des Eierstockes an den Uterus eine secundäre Bildung repräsentiert.

Löwe.

150 mm langer Embryo. Der Eierstock liegt frei und hängt an einem deutlich entwickelten Ligamentum ovarii.

Der Eileiter ist noch nicht gewunden, sondern bildet ein kurzes, gerade gestrecktes Rohr, welches bis an den kranialen Pol der Geschlechtsdrüse emporreicht.

Der Trichter ist klein.

Im Gegensatze zur breiten Ala vespertilionis repräsentiert sich das obere Tubengekröse in Form einer saumartigen Leiste.

Kaninchen.

40 mm langer Embryo. Der Eierstock liegt frei.

Das Trichterende des gestreckten Eileiters, welcher ein wenig den kranialen Pol des Ovariums überragt, ist leicht gebogen.

Das obere Tubengekröse fehlt noch.

Meerschweinchen.

34 mm langer Embryo. Der Eileiterstock liegt ganz frei.

Der ein gestrecktes Rohr darstellende Ovidukt reicht bis über den kranialen Eierstockpol empor.

Von einem oberen Tubengekröse, sowie von einer Ovarialtasche ist nichts zu bemerken.

Rind.

Circa 30 cm lang. Der Eierstock liegt ganz frei.

Der Ovidukt verläuft an der lateralen Seite der Drüse, zeigt keine Schlängelung und reicht bis an den kranialen Pol des Ovariums, woselbst der Gang leicht gebogen ist.

Auf der Gegenseite beginnt auch schon die Schlängelung des Eileiters.

Das obere Tubengekröse ist in Form einer saumartigen Leiste angelegt.

Die Ovarialtasche fehlt.

Circa 50 cm lang. Die Ovarialtasche ist ausgebildet und es gleichen die anatomischen Verhältnisse überhaupt den definitiven, nur besteht noch der Unterschied, dass die Eileiterschlinge nicht weit über den kranialen Eierstockpol hinausreicht; wohl aber ist dies der Fall an einem 70 cm langen Embryo, den ich untersucht habe.

Hirsch.

166 cm langer Embryo. Der grosse Eierstock liegt frei.

Der lateral vom Ovarium verlaufende Ovidukt ist nur an seinem freien Ende, welches den kranialen Pol des Eierstockes erreicht, leicht gebogen.

Das obere Tubengekröse ist in Form einer zarten Leiste bereits vorhanden.

Eine Ovarialtasche fehlt.

Stutenfohlen.

Das ganz freiliegende Ovarium zeigt eine excessive Entfaltung. Der geschlängelte Eileiter liegt an der lateralen Seite der Drüse und erreicht gerade noch den lateralen Pol des

Ovariums, wo sich die eine Hälfte des Trichters inseriert, während die uterine Hälfte am Rande des ganz schmalen oberen Tubengekröses fixiert ist.

Eine Ovarialtasche fehlt. Der Eileiter ist nämlich zu kurz, um eine Schlinge zu bilden, das obere Tubengekröse zu schmal und der Eierstock zu gross, als dass eine solche peritoneale Bildung möglich wäre.

Schwein.

130 mm langer Embryo. Der grosse Eierstock lagert frei und hängt an einem kurzen Ligamentum ovarii.

Die Tuba liegt lateral vom Eierstock und verläuft auf der linken Seite als gerade gestrecktes Rohr bis an den kranialen Pol der Geschlechtsdrüse, um hier ein wenig gebogen zu enden. Rechterseits ist der Ovidukt bereits geschlängelt. Der Trichter verrät nicht die Spur der späteren Erweiterung. Die Ala vespertilionis zeigt eine gute Entwickelung. In ihr sowie in der Wurzel des vorderen Eierstockbandes steckt der Rest des Wolffschen Körpers.

Das obere Tubengekröse fehlt links und stellt sich rechts in Form eines schmalen peritonealen Saumes dar.

Delphin.

162 mm langer Embryo. Der glatte Eierstock haftet an einem kurzen Ligamentum ovarii.

Die geschlängelte Tuba formiert eine oberhalb des Eierstockes gelegene Schlinge, welche aber nicht über den kranialen Ovarialpol hinausreicht. Die Schlingenlichtung wird von einem gut entwickelten oberen Tubengekröse eingenommen; auch die Ala vespertilionis ist relativ breit.

Die ovariale Ecke des Tubentrichters inseriert am Tubenpole des Eierstockes, die uterine Tubenhälfte zieht sich am freien Rande des oberen Tubengekröses ziemlich weit nach innen.

Es ist eine Ovarialtasche vorhanden, welche die laterale

Fläche, sowie ein laterales Stück des freien Randes der Geschlechtsdrüse verdeckt; die übrigen Anteile des Ovariums liegen frei. Die dorsokranial gerichtete Mündung der Tasche ist gross und wird einerseits vom Eierstock, andererseits vom Trichter, bez. von dem oberen Tubengekröse begrenzt. Ich kann nicht angeben, inwieweit das eben geschilderte Verhalten sich von dem definitiven unterscheidet.

Trotzdem das mir zu Gebote stehende Material unvollständig ist, lässt sich doch der Entwickelungsgang der Ovarialtaschen verfolgen. Es zeigt sich, dass anfänglich, wo der Eileiter nur an der Ala vespertilionis hängt, das obere Tubengekröse dagegen noch nicht aufgetreten ist, von einer Tasche nichts zu bemerken ist, ja dass selbst später, das genannte Gekröse, wenn es schon in Form eines schmalen Streifens sichtbar wird, mit dem Fledermausflügel nur eine Rinne begrenzt, die eine viel zu geringe Tiefe besitzt, als dass sie den Eierstock aufnehmen könnte.

So lange der Ovidukt ein geradlinig verlaufendes Rohr darstellt, ist das demselben als Saum aufgesetzte obere Tubengekröse nicht kürzer und nicht länger als der Eileiter selbst. Später bleibt das Gekröse gegenüber der Tuba im Wachstum zurück, diese wächst rascher, und dies führt zur Bildung der fixierten Eileiterschlinge und zur Etablierung einer Ovarialtasche.

Die Umwandlung der Ovarialtasche in eine den Eierstock einschliessende Kapsel habe ich beim Hund verfolgt. Hier sieht man, wie die anfänglich dorsomedial geöffnete Tasche sich um den kranialen Eierstockpol herumlegt, um an der dorsalen Eierstockfläche medianwärts zu wandern. Die Einkapselung des Eierstockes erfolgt spät, denn am neugeborenen Hund liegt die hintere Ovarialfläche noch frei.

Ferner ergiebt die Betrachtung der embryonalen Verhältnisse, dass auch der direkte Anschluss des Eierstockes an das

Uterushorn eine spätere Bildung repräsentiert, denn im embryonalen Zustande ist ein gut entwickeltes Ligamentum ovarii vorhanden.

Der Entwickelungsgeschichte nach dürften einige Formen von Ovarialtaschen und Ovarialkapseln, bei welchen wie z. B. bei Felis pardus, F. lynx u. A. der Anschluss der Tubengekröse an den Eierstock nicht genügend vollständig ist, als Hemmungsbildungen zu deuten sein.

Vergleicht man die geschilderten Verhältnisse mit den für den Menschen geltenden, so zeigt sich dass nur anfänglich, so lange nämlich kein oberes Tubengekröse vorhanden ist, Gleichheit herrscht. Mit dem Auftreten dieser peritonealen Bildung bei den Tieren beginnt eine Divergenz im Entwickelungsgange. Der Mensch behält demnach im Bereiche der Uterusadnexe primitive Verhältnisse bei, während bei den meisten Tieren durch sekundäre Bildungen eine Komplikation geschaffen wird. Der Mensch schliesst sich in Bezug auf das Verhalten der Uterusadnexe eher den niederen Vertebraten als den Säugetieren an, und zwar jenen, bei welchen Eierstock und Ovidukt getrennt und nicht durch peritoneale Bildungen in nahe Beziehung gebracht sind. Die Verhältnisse bei den Knochenfischen, deren Berücksichtigung Nagel veranlasst hat, die Kapsel des Ovariums als eine ursprüngliche Bildung anzusehen, sind mit den in Rede stehenden Formationen nicht vergleichbar, da es sich hier um anders geartete Bildungen handelt.

Der geschilderte Entwickelungsgang der Ovarialkapsel, der sich durch das Fortschreiten vom Einfachen zum Komplizierten charakterisiert, erklärt gewisse individuelle Varietäten, die im Bereiche des Eierstockes bei Tieren beobachtet werden, z. B. die ungleiche Tiefe der Taschen bei Viverra. In solchen Fällen liegt auf einer Seite eine Hemmungsbildung vor. Es ist durch ein uns unbekanntes Moment das Umgriffenwerden des Eierstockes von Seite der Ala vespertilionis verhindert worden.

Litteratur.

1. G. R. Treviranus, Zeitschrift für Physiologie, Bd. 1.
2. Emmert und Burgatzky, Beobachtungen über einige schwangere Fledermäuse und ihre Eihüllen. Meckels Archiv, Bd. 4, 1818.
3. E. H. Weber, Treviranus. l. c.
4. C. E. Baer, Über Entwickelungsgeschichte der Tiere. II. Teil. Königsberg 1837.
5. Allen Thomson, The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, Vol. 2. London 1836—1839.
6. Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. 2.
7. F. A. Leyh, Handbuch der Anatomie der Haustiere. Stuttgart 1850.
8. H. C. L. Barkow, Anatom. Abhandlungen. Breslau 1857.
9. F. A. Kehrer, Über den Pank'schen tubo-ovarialen Bandapparat etc. Zeitschr. für rat. Medizin, 3 R. Bd. 20. 1863.
10. A. Meyerstein, Über die Eileiter einiger Säugetiere. Zeitschrift f. rat. Med. 3 R. Bd. 23.
11. R. Owen, On the Anatomy of Vertebrates. Vol. 3. London 1868.
12. H. Milne Edwards, Lecons s. l. Physiol. et l'Anat. comp. Tome 9. Paris 1870.
13. W. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
14. Derselbe, Die Lage der inneren Beckenorgane bei Nulliparen. Anat. Anzeiger, No. 2. 1886.
15. Derselbe, Über eine ektopische Schwangerschaft beim Mantelpavian. Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie. Bd. 22, pag. 177. 1893.
16. L. Born, Über die Entwickelung des Eierstockes des Pferdes. Reich. Archiv. 1874.
17. W. Krause, Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1884.
18. F. Müller, Lehrbuch der Anatomie der Haus-Säugetiere. Wien 1885.
19. G. v. Hoffmann, Über die weiblichen Genitalien eines Schimpansen. Zeitschrift f. Geburtshilfe u. Gynäkologie, Bd. 2. 1878.

20. A. G. F. Leisering u. C. Müller, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. Berlin 1885. 5. Aufl. von Gurlt's Handbuch. dessen 1. Auflage im Jahre 1822 erschienen ist.
21. A. Robinson, On the Position and peritoneal Relations of the mammalian Ovary. Journ. of Anat. a Physiol. Vol. 21. London 1887.
22. Kooks, Centralblatt für Gynäkologie. No. 24. 1890.
23. W. Ellenberger u. H. Baume, Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
24. Frank, Handbuch der Anatomie der Haustiere. Stuttgart 1892.
25. Turner, On the Placentation of the Seals.
26. W. Nagel, Handbuch der Anatomie des Menschen. Harn- und Geschlechtsorgane. 2. Teil, 1. Abt. Jena 1896.
27. W. His, Lage des Eierstockes etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881.
28. A. Rauber, Quain-Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1892.

Nicht zugänglich waren mir folgende Schriften:

Miall u. Greenwood, The Journal of Anatomy and Physiology. Vol. 13 (behandelt die Ovarialtasche des Elephanten).

Watson, Proceed. of the Zool. Soc. London 1877 (behandelt die Ovarialtasche der Hyäne).

Derselbe, Trans. Roy. Soc. Edin. Bd. 11 (behandelt die Ovarialtasche des Elefanten).

H. Meckel, Morphologie der Geschlechts- und Harnorgane. Halle 1848.

Turner, Trans. Roy. Soc. Edin. Bd. 27.

Rouget, Organes érectiles de la femme etc. Browe-Séquard, Journ. de la Physiol. T. 1. 1858.

Murie, Ibid. Bd. 8 (behandelt die Ovarialtasche bei Globiocephalus).

Nach einem Referate ist mir eine Angabe von J. Mac Lead (Contrib. à l'étude de la structure de l'ovarie des mammiféres. Sec. Partie. Arch. de Biol. T. II) über die Ovarialtaschen der Affen bekannt. Mac Lead bemerkt, dass beim Orang, ähnlich wie beim Menschen, keine ständige Verbindung zwischen dem Epithel des Ovariums und demjenigen des Eileiters existiert und dass eine peritoneale Ovarialtasche fehlt. Bei niederen Primaten wie: Semnopithecus, Cercopithecus, Macacus und Cynocephalus hängen sie zusammen und die Ovarialtasche ist wenigstens angedeutet. Besser ausgebildet ist die Kapsel bei den Lemuriden.

Buchstabenerklärung.

A. v. = Ala vespertilionis.
E. = oberes Tubengekröse (Eileiterfalte).
I. = Infundibulum der Tuba.
v = ventrale } Wand des Trichters.
d = dorsale }
o = ovariale } Ecke des Trichters
u = uterine }
L. l. = Ligamentum latum.
L. o. = Ligamentum ovarii.
L. r. = Ligamentum uteri rotundum.
K. = Eierstockkapsel.
M. = Mastdarm.
m. = Muskelstrang, dessen kraniales Endstück in das vordere Eierstockband einstrahlt.
O. = Ovarium.
P. = Peritonaeum der hinteren Rumpfwand.
T. = Tuba.
U. = Uterus.
V. = Vorderes Eierstockband.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Echidna aculeata[1]). Die Ovarialtasche ist aufgeklappt. Man sieht den Eierstock und die infolge massenhafter Fetteinlagerung verdickte Wand der Tasche. Der Trichter ist ausnehmend lang.

Fig. 2. Halmaturus giganteus. Trichter entfaltet. Man sieht, wie das ovariale Ende des grossen Trichters von Seite des Eierstockes ausgebuchtet wird, und wie die Ränder dieser Bucht den Eierstock umgreifen.

Fig. 3. Phascolomys Wombat. Hintere Rumpfwand mit Mastdarm, Uterus und dessen Anhänge. Auf der linken Seite ist die vordere Wand der Ovarialtasche vorgewölbt, die Tasche selbst sondiert. Im Zugang zur Tasche liegt die Sonde frei. Oberhalb derselben ist der Uterus mit der hinteren Rumpfwand verwachsen, so dass die Tasche eine seitliche Nische des Peritonealraumes vorstellt. Auf der rechten Seite ist die vordere Wand der Tasche gespalten. In der Tasche lagern der Eierstock und nebenan die reich gefranste Tuba. Einige Fransen ragen aus dem Zugange zur Tasche hervor.

Fig. 4. Phascolomys Wombat. Uterus, Tuba und Eierstock von der dorsalen Seite her dargestellt. Die hintere Wand der Tasche (das wandständige Bauchfell) ist gespalten. Denkt man sich die auseinander geschlagenen Ecken (+ +) der hinteren Taschenwand aneinander geschlossen, so ist der Zugang der Tasche vom Bauchfellraume aus rekonstruiert. In der Tasche stecken: der Eierstock, das grosse, reich gefranste Infundibulum und das Eileitergekröse.

Fig. 5. Dasypus. Einfache Ovarialtasche. Das breite Ligamentum ovarii strahlt fächerförmig gegen den Uterus aus.

Fig. 6. Bradypus. Die Ovarialtasche ist mit der Ala vespertilionis weit über die dorsale Fläche des Eierstockes gezogen.

Fig. 7. Felis leo. Eierstocktasche von der dorsalen Seite aus betrachtet. Man sieht den Eileiter mit dem Trichter, die Tubengekröse und ihre Muskulatur.

---

[1]) Auf Fig. 3 sind die Uterusadnexe beider Körperseiten, auf Fig. 11 die der rechten dargestellt, die übrigen Figuren beziehen sich auf die linke Körperseite.

Fig. 8. Felis leo. Eierstocktasche von der dorsalen Seite aus betrachtet. Der Muskelstrang ist im Bereiche des Eierstockes sehr dick und breit, und durch eine Rinne gegen den freien Rand des Ovariums (o) begrenzt. Am Muskelstrange und unterhalb desselben zwei accesorische Ovarien.

Fig. 9. Hündin (trächtig). Die Eierstockkapsel ist nach oben hin stark ausgeweitet; ihre untere Grenze wird durch die punktierte Linie markiert.

Fig. 10. Nasua socialis. Ventrale Seite der Eierstockkapsel. Man sieht die in enge Windungen gelegte Tuba.

Fig. 11. Nasua socialis. Dorsale Seite der Eierstockkapsel. Aus der engen Mündung der Kapsel ragen Trichterfransen vor.

Fig. 12. Schwein: Eierstocktasche sehr geräumig. Es ist deutlich zu erkennen, wie durch die breite dorsale Wand des Trichters die hintere Wand der Tasche verlängert wird. Der dicke schwarze Strich zeigt die Stelle an, an welcher zur Darlegung der Tasche die hintere Wand gespalten wurde.

Fig. 13. Schwein. Die hintere Taschenwand ist an der bezeichneten Stelle gespalten und herabgeschlagen. Es erscheint der geräumige Taschenraum, sowie der grosse Tubentrichter, dessen ventrale Wand in der Tasche verborgen lagert.

Fig. 14. Bergesel. Das Ovarium steckt nicht in der Tasche. Beide Tubenecken, sowie die Eileiterfalte inserieren am Tubenpole des Ovariums.

Fig. 15. Rind. Ovarialtasche sehr geräumig.

Fig. 16. Macacus. Die Eierstocktasche ist gut zu übersehen, da das Ovarium abgetragen wurde.

Fig. 17. 72 mm langer Hundeembryo. Die Eileiterfalte ist als schmaler Saum vorhanden (stark vergrössert).

Fig. 18. 104 mm langer Hundeembryo. Die Eileiterfalte ist breiter geworden (stark vergrössert).

Fig. 19. Neugeborener Hund. Die Eileiterfalte hat den Eierstock erreicht, von dem aber immerhin noch ein beträchtliches Stück freiliegt (stark vergrössert).

ZUR ENTWICKELUNG

DER

VENAE SPERMATICAE.

VON

F. HOCHSTETTER

IN INNSBRUCK.

Mit 1 Abbildung im Text.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit (5) macht J. Zumstein folgende Angaben über die Entwickelung der V. spermaticae beim Meerschweinchen (l. c. pag. 187 und 188): „Die V. spermaticae internae leiten sich ab von der Urnierenvene und diese ist ein abgespaltener, ventraler Teil der Kardinalvene, entstanden durch Inselbildungen, wie sie von Hochstetter beschrieben werden. — Ein Durchschlüpfen der Nierenanlage durch diese inselförmigen Spaltungen der V. cardinales konnte ich beim Meerschweinchen nicht beobachten, da die Nierenanlage schon in den frühesten Stadien lateral von den Cardinales gelegen ist. — Dieser Vorgang ist mir auch für den Menschen unwahrscheinlich.“ — Und weiter unten: „Im grossen und ganzen bestätigen diese Untersuchungen die bei menschlichen Embryonen gemachten Beobachtungen und Schlüsse, so auch in Bezug auf die Herleitung der V. spermaticae internae, von welchen Hochstetter in seinen Untersuchungen nichts angiebt.“ —

Diese, den Schluss des citierten letzten Satzes bildende Behauptung Zumsteins ist unrichtig. — In meiner ausführlichen Arbeit (1) heisst es pag. 596 bezüglich der Katze: „Wie beim Kaninchen, entwickelt sich auch bei der Katze in dem Urnierenabschnitte der Kardinalvenen eine Insel, durch welche der Ureter passiert, doch scheint diese Insel etwas länger zu sein, als beim Kaninchen und kranialwärts bis nahe an die Stelle heranzureichen, an welcher

später die Nierenvenen einmünden. — Der ventrale Schenkel dieser Insel wird, nachdem er kaudalwärts von dem dorsalen Schenkel sich abgelöst hat, zunächst zu einer Vene, die das Blut der Urniere und der Geschlechtsdrüsen aufnimmt, nach dem Schwunde der Urnieren aber zur V. spermatica[1]). — Bezüglich des Menschen heisst es dann p. 607 nachdem die Entstehung der Insel in den hinteren Kardinalvenen und ihre Rückbildung, sowie die Entstehung der sogenannten Urnierenvene besprochen wurde: „Dass die V. spermaticae aus den oben geschilderten Urnierenvenen hervorgehen, also in ihren Endstücken Reste der ventralen Schenkel der Kardinalveneninseln darstellen, ist wohl sehr wahrscheinlich, etc.)." — Vom Kaninchen habe ich bezüglich der Entstehung der Urnierenvene folgendes gesagt: „Der proximale Abschnitt dieser Urnierenvene ist nun, wie die Vergleichung jüngerer Stadien ergiebt, aus dem ventrolateralen Schenkel unserer Kardinalveneninsel, der seine kaudale Verbindung mit dem Urnierenabschnitt der hinteren Kardinalvene aufgegeben hat, hervorgegangen." — Darüber dass beim Kaninchen aus dieser Urnierenvene, nachdem die Urniere schwindet, die V. spermatica entsteht, habe ich zwar in dieser Arbeit (1) nichts angegeben, wohl aber in meinem Referate über die Entwickelung des Venensystems in den Ergebnissen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. III pag. 486, folgendes gesagt: Der ventrale Schenkel dieser Insel geht in seinem kaudalen Abschnitte zu Grunde, während sein kranialer Teil, indem er Venen der Urniere aufnimmt, später zur V. spermatica interna wird." — Zumstein hat somit gewiss keinen Grund zu behaupten, dass ich über die Herkunft der V. spermaticae nichts gesagt hätte. — Jeder unbefangene Leser wird aber beim Vergleiche meiner Angaben über die Herkunft der V. spermaticae mit denen, welche Zum-

---

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

stein für das Meerschweinchen liefert, sagen müssen, dass die Bildungen der V. spermaticae beim Meerschweinchen, wie sie Zumstein schildert, mit der Entwickelung dieses Gefässes, wie sie von mir für das Kaninchen und die Katze geschildert, für den Menschen aber als wahrscheinlich hingestellt wurde, im wesentlichen übereinstimmt, vorausgesetzt nämlich, dass die Inselbildung in den Kardinalvenen, aus deren ventralem Schenkel die V. spermatica hervorgeht, beim Meerschweinchen und den von mir untersuchten Formen dieselbe Bildung ist. — Diess nach den Angaben Zumsteins zu entscheiden, ist jedoch nicht möglich, denn Zumstein hat über die topischen Beziehungen des Ureters zu dieser Insel, auf welche es hier wesentlich ankommt, keine Angaben gemacht. — Wie ich für das Kaninchen und die Katze gezeigt habe, wandert die Anlage der Niere in der Weise kopfwärts, dass sie sich unmittelbar, nachdem sie aus dem Becken aufsteigend die A. ialiaca passiert hat, zwischen V. cardinalis und Aorta eindrängt. — Sie kommt also zunächst zwischen diese beiden Gefässe zu liegen, wobei der Urnierenabschnitt der Kardinalvene lateralwärts abgedrängt wird. — Dann schiebt sich die Nierenanlage allmählich über die Dorsalfläche der V. cardinalis weg und gelangt so an deren laterale Seite. — Dies ist auch die Art, in welcher die Wanderung der Nierenanlage beim menschlichen Embryo erfolgt. — Würde sich nun an den Verhältnissen des Urnierenabschnittes der hinteren Kardinalvene nichts weiter ändern, so würde, wie dies in äusserst seltenen Fällen, die dann natürlich als Hemmungsbildungen aufzufassen sind, thatsächlich vorkommt, der Ureter, um von der Niere aus ins Becken zu gelangen, über die Dorsalseite des aus dem Urnierenabschnitte der hinteren Kardinalvene entstandenen Hohlvenenabschnittes, dann zwischen diesem Gefässabschnitte und der Aorta hindurch verlaufen [1]). — Ein Verlauf, der dann genau den

1) Vgl. (1) Fig. 30, cf. Taf. XXIII.

Weg bezeichnen muss, den die Nierenanlage bei ihrer Kopfwärtswanderung zurückgelegt hat. — Wie bekannt, ist jedoch der Verlauf des Ureters unter normalen Verhältnissen ein anderer und die Veränderung seiner Lagebeziehung zu dem aus der hinteren Cardinalvene hervorgegangenen Abschnitte der hinteren Hohlvene dadurch zu erklären, dass sich durch Entwickelung einer dorsomedial vom Ureter verlaufenden kollateralen Venenbahn um den Ureter herum eine Insel der V. cardinalis posterior entwickelt, deren dorsaler Schenkel sich rasch erweitert, während der ventrale Schenkel mit der Rückbildung der Urniere in der geschilderten Weise zur V. spermatica interna wird.

Ob sich diese Insel nun wie beim Kaninchen und bei der Katze um den Ureter herum bildet oder wie beim Menschen schon um die dorsal von der V. cardinalis vorbei passierende Niere, diese umfassend, ist für das Endresultat des Prozesses völlig gleichgültig. — Übrigens möchte ich Zumstein gegenüber betonen, dass ich in meiner ausführlichen Arbeit (1) über ein „Hindurchschlüpfen" der Nierenanlage durch diese Insel nirgends etwas gesagt habe. — Äusserungen in meiner ersten Mitteilung über diesen Gegenstand (2), die im Sinne eines „Hindurchschlüpfens" gedeutet werden können, wurden (1) pag. 577 ausdrücklich richtig gestellt.

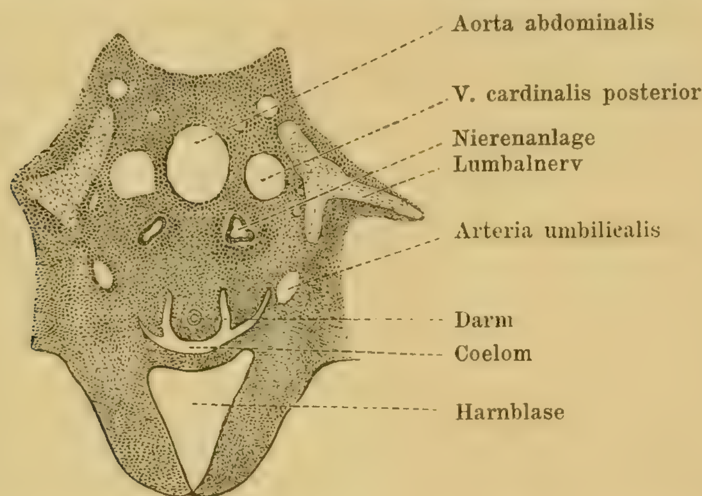
Wenn aber Zumstein sagt, dass die Nierenanlage schon in den frühesten Stadien beim Meerschweinchen lateral von den V. cardinales gelegen sei, so möchte ich diese Angabe mit dem Hinweise auf nebenstehende Abbildung als unrichtig zurückweisen. — Bei Meerschweinchenembryonen von 10 mm St. Sch. Länge[1]) liegen die Nierenanlagen, die mit ihrem kaudalen Pol noch die ventrale Cirkumferenz der A. iliacae communes berühren, ventral von den V. cardinales. — Leider besitze ich Zwischenstadien, zwischen dem Stadium, nach welchem die vor-

---

[1]) Es liegen mir im ganzen 5 Serien dieses Stadiums vor.

liegende Abbildung gefertigt wurde, und einem, bei welchem bereits Verhältnisse zu sehen sind, wie sie Zumstein in Fig. 15 abbildet, nicht und kann ich daher auch nicht sagen, ob die Nierenanlage weiterhin den gleichen Weg, wie beim Kaninchen, wandert, um an die Stelle zu gelangen, an der sie dann beim ausgebildeten Tiere gefunden wird.

Eine Differenz zwischen dem Verhalten der Nierenanlage beim Meerschweinchen von 10 mm grösster Länge einer und den Kaninchen und Katzenembryonen, bei welchen die Nierenanlage bei ihrer Kopfwärtswanderung etwa die gleiche Wegstrecke



Querschnitt durch das hintere Ende des Rumpfes eines Meerschweinchen-Embryo von 10 mm St. Sch. Länge.

zurückgelegt hat, andererseits besteht jedoch jedenfalls darin, dass beim Meerschweinchen die Nierenanlagen zu dieser Zeit ventral von den Kardinalvenen liegen, während sie sich, sowohl beim Kaninchen, wie bei der Katze, ein Gleiches gilt aber auch für den Menschen, kaum dass sie die A. iliacae communes passieren, zwischen Aorta und V. cardinalis einschieben, also zunächst für kurze Zeit an die mediale Seite dieser Venen legen. — Aber auch darin besteht eine Inkongruenz, dass beim Meerschweinchenembryo von 10 mm grösster Länge die Hohlvene mit den Kardinalvenen noch nicht in Verbindung getreten ist, während bei Katzen- und Kaninchenembryonen deren Nieren-

anlage den angedeuteten Punkt erreicht hat, diese Verbindung bereits in ausgiebiger Weise besteht. — Jedenfalls werden wir Zumstein zu Danke verpflichtet sein, wenn er uns an der Hand des ihm zur Verfügung stehenden Materiales Aufklärung darüber geben wird, ob beim Meerschweinchen die Nierenanlage bei ihrer Kopfwärtswanderung denselben Weg nimmt, wie bei Kaninchen, Katze, Igel und Mensch, und ferner darüber, wie sich bei den von ihm untersuchten Embryonen die topischen Beziehungen des Ureters zu der Kardinalveneninsel verhalten.

Schliesslich sehe ich mich noch veranlasst, einen Punkt der Schlussfolgerungen Zumsteins zu besprechen, der besagt[1]), dass auch die Befunde beim Meerschweinchen die bezüglich der V. spermaticae beim Menschen gezogenen Schlüsse bestätigen. — Zumstein sagt bezüglich der Entstehung der V. spermaticae des Menschen (5) S. 599: „Die beiden unteren Schenkel unterhalb des Querstückes“ (der hinteren Hohlvene nämlich) „sollen nach Hochstetter später verschwinden, während ich glaube annehmen zu dürfen“ (Gründe für diese Annahme führt Zumstein keine an), „dass daraus die V. spermaticae werden“. — Diese „hinteren Schenkel“ nun sind zwei Wurzelzweige der V. cava posterior, welche wir schon bei den Embryonen der Sauropsiden antreffen, und die dort, da sie das ganze Blut der kaudal von der Abgangsstelle der A. mesenterica anterior befindlichen Abschnittes der Urnieren der hinteren Hohlvene zu übermitteln haben, recht mächtig entwickelt sind. — Ich habe diese Venenzweige, die als V. revehentes posteriores der Urniere bezeichnet wurden[2]), neuerdings auch bei Echidnaembryonen vorgefunden (3), wo sie ebenfalls relativ mächtig sind, was jedenfalls mit den Kreislaufsverhältnissen der Urniere dieser Form zusammenhängt. — Ausser beim Kaninchen (1) fand ich diese Venen dann auch

1) Die betreffende Stelle wurde eingangs wörtlich citiert.

2) Vgl. (6) pag. 485.

noch beim Schaf (1), bei der Katze und dem Igel, ferner auch beim Menschen, jedoch nur erst in den Anfängen ihrer Entwickelung[1]) (1).

Für die Embryonen des Meerschweinchens beschreibt Zumstein, soweit ich gesehen habe, das Vorkommen dieser Venen überhaupt nicht und auch seine Abbildungen sprechen dafür, dass diese Venen beim Meerschweinchen gar nicht mehr zur Entwickelung kommen. — Und diess darf uns auch nicht in Erstaunen versetzen. — Die Urniere des Meerschweinchens ist, soweit ich diess aus den mir zur Verfügung stehenden Serien ersehen konnte, ein Organ, welches, verglichen mit dem gleichen Organ anderer Säuger, niemals einen höheren Grad der Entfaltung erlangt und sie scheint in dieser Beziehung die Urniere des menschlichen Embryo noch zu übertreffen. — Kein Wunder also, wenn die V. revehentes posteriores der Urniere, die nur bei Formen mit mächtig entwickelter Urniere und wohl ausgebildetem Pfortaderkreislaufe dieses Organs in voller Blüte stehen und mächtig entwickelt sind, und bei Formen, die eines solchen Pfortaderkreislaufes entbehren, aber doch noch eine mächtiger entwickelte Urniere besitzen, schon viel schwächer erscheinen (Kaninchen, Katze), schliesslich bei einer Form, die wie das Meerschweinchen eine Urniere besitzt, die überhaupt nie zu einer mächtigeren Entwickelung kommt, möglicherweise gar nicht mehr angelegt werden.

Ich frage nun: Worin findet Zumstein bezüglich der Entwickelung der V. spermatica interna die Übereinstimmung zwischen Meerschweinchen und Mensch, wenn dieses Gefäss bei der einen Form aus dem ventralen Schenkel einer Kardinalvenen-

---

1) Doch vermag ich rechterseits auch bei meinem menschlichen Embryo Nr. 3 diese Vene, die neben dem ventralen Schenkel der Kardinalveneninsel besteht, zu verfolgen.

insel entsteht, während für die andere Form ein Ursprung aus der V. revehens posterior der Urniere angenommen wird, einer Vene, deren Existenz bei den Embryonen des Meerschweinchens von Zumstein gar nicht nachgewiesen wurde? Oder würde sich nach den Angaben Zumsteins nicht vielmehr gerade ein prinzipieller Unterschied zwischen der Entwickelung der V. spermaticae beim Menschen und bei dem Meerschweinchen ergeben?

Verzeichnis der citierten Litteratur.

1. F. Hochstetter, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. III. Säuger. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XX, 1893.
2. Derselbe, Über den Einfluss der Entwickelung der bleibenden Nieren auf die Lage des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen. Anatom. Anzeiger 1888.
3. Derselbe, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Jena 1896.
4. J. Zumstein, Zur Anatomie und Entwickelung des Venensystems des Menschen. Anatomische Hefte, Heft XIX/XX.
5. Derselbe, Zur Entwickeluug des Venensystems bei dem Meerschweinchen. Anatomische Hefte, Heft XXV.
6. F. Hochstetter, Entwickelung des Venensystems der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. III, 1893.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz, Würzburg.


MBL/WHOI LIBRARY
WH 1AXW $